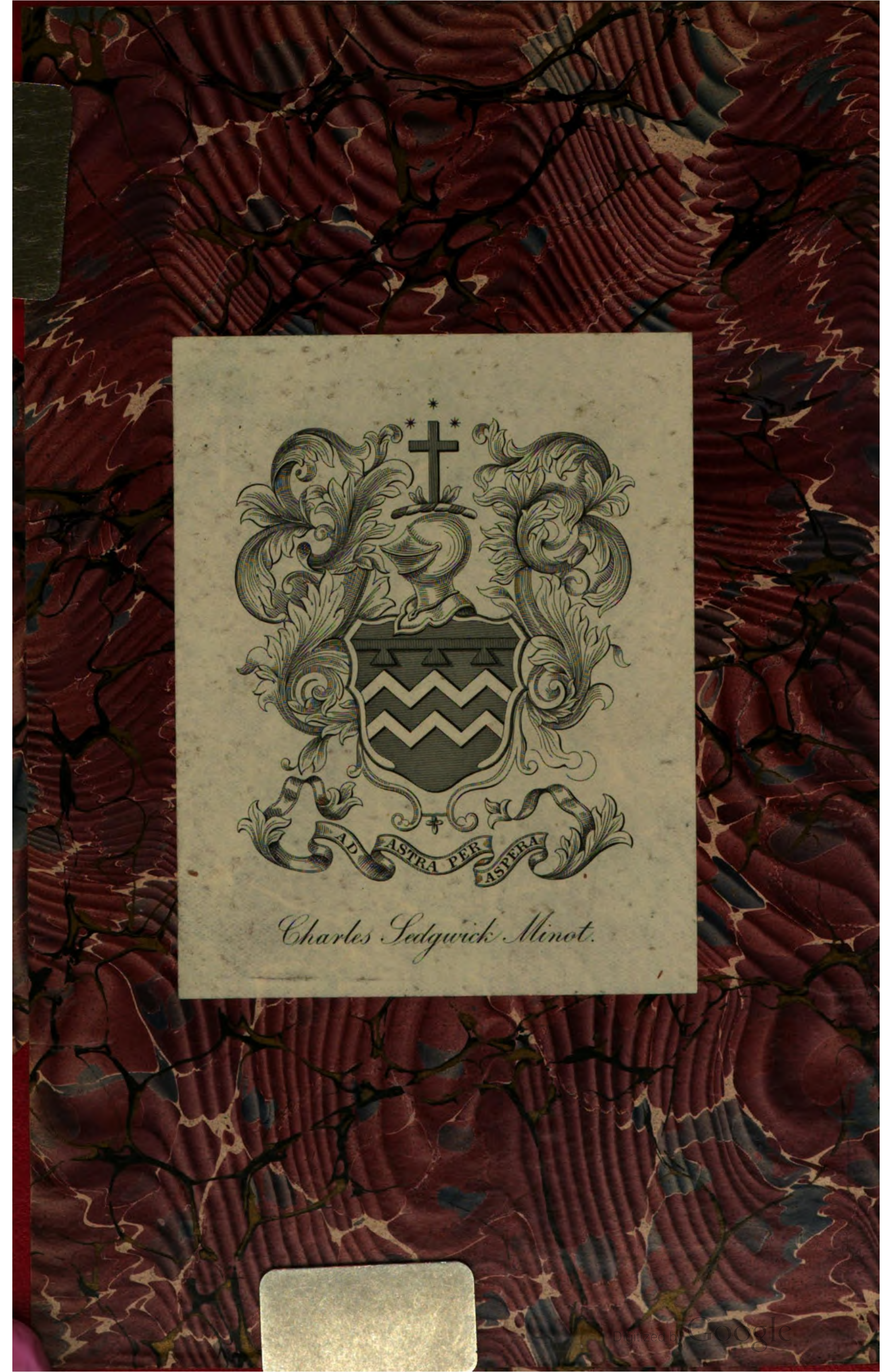

AD ASTRA PER ASPERA
Charles Sedgwick Minot.



Charles S. Minor
Jan. 1900.

ANATOMISCHE HEFTE.

REFERATE UND BEITRÄGE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL UND **R. BONNET**

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. O. Ö. PROF. DER ANATOMIE IN GREIFSWALD.

ZWEITE ABTEILUNG.

ERGEBNISSE DER ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

VIII. BAND: 1898.

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1899.



ERGEBNISSE

DER

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON

K. VON BARDELEBEN, JENA; D. BARFURTH, ROSTOCK; H. DRIESCH, NEAPEL; C. J. EBERTH, HALLE A/S.; E. GAUPP, FREIBURG I. B.; V. HÄCKER, FREIBURG I. B.; M. HEIDENHAIN, TÜBINGEN; E. KALLIUS, GÖTTINGEN; FR. MEVES, KIEL; W. NAGEL, BERLIN; ALBERT OPPEL, MÜNCHEN; L. RHUMBLER, GÖTTINGEN; F. SIEBENMANN, BASEL; J. SOBOTTA, WÜRZBURG; H. STRAHL, GIESSEN; W. WALDEYER, BERLIN.

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MEREL UND **R. BONNET**
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. O. Ö. PROF. DER ANATOMIE IN GREIFSWALD.

VIII. BAND: 1898.

MIT 90 TEXTABBILDUNGEN.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1899.



Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Inhalts-Verzeichnis.

A. Anatomie.

B. Entwickelungsgeschichte.

I. TEIL.

ANATOMIE.

I.

Struktur der kontraktilen Materie.

Von

M. Heidenhain, Würzburg.

Erster Abschnitt:

Struktur der quergestreiften Muskelsubstanz.

Mit 19 Figuren im Text.

Litteratur seit Theodor Schwann 1839.

1. Altmann, Richard, Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig, Verlag von Veit u. Comp. 1890.
2. Amici, J. Bapt., Über die Muskelfaser. Virchows Arch. Bd. 16. 1859.
3. Arndt, Rudolf, Untersuchungen über die Endigung der Nerven in den quergestreiften Muskeln. Schultzes Arch. Bd. 9. 1873.
4. Arnold, J., Über Struktur und Architektur der Zellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52. 1898.
5. Aubert, Über die eigentümliche Struktur der Thoraxmuskeln der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 4. 1853.
6. Bernard, Henry N., On the relations of the isotropous to the anisotropous layers in striped muscles. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontogenie. Bd. VII. 1894.
7. Biedermann, Wilh., Zur Lehre vom Bau der quergestreiften Muskelfaser. Wiener Sitzungsber. Bd. LXXIV. III. Abt. 1876.
8. Bowman, William, On the minute structure and movements of voluntary muscle. Philosophical Transactions. Jahrg. 1840 Bd. II und Jahrg. 1841, Bd. I.
9. Bowman, W. and Todd, R. B., The physiological anatomy and physiology of man. London 1844.
10. Bremer, L., Über die Muskelspindeln nebst Bemerkungen über Struktur, Neubildung und Innervation der quergestreiften Muskelfaser. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22. 1883.
11. Brücke, Ernst, Untersuchungen über den Bau der Muskelfasern mit Hülfe des polarisierten Lichtes. Wiener Denkschr. Math.-nat. Kl. Bd. 15. 1858.
12. Budge, Julius, Bemerkungen über Struktur und Wachstum der quergestreiften Muskelfasern. Wunderlichs Archiv. 1858.

13. Bütschli, O. und Schewiakoff, W., Über den feineren Bau der quergestreiften Muskeln von Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891.
14. Mac Callum, John Bruce, On the histology and histogenesis of the heart muscle cell. Anat. Anz. Bd. XIII. 1887.
15. Carnoy, J. B., La biologie cellulaire, étude comparée de la cellule dans les deux règnes. Lierre 1884.
16. Ciaccio, G. V., Sur l'anatomie microscopique des muscles qui servent à mouvoir les ailes des insectes. Arch. ital. de biol. T. II. 1882.
17. Derselbe, Della notomia minuta di quei muscoli che negl' insetti muovono le ali. Serie IV. Tom. 8. Mem. della Reale Accad. delle Scienze. Bologna 1887.
18. Cohnheim, Über den feineren Bau der quergestreiften Muskelfasern. Virchows Arch. Bd. 34. 1865.
19. Dobie, W. Murray, Observations on the minute structure and mode of contraction of voluntary muscular fibre, being the abstract of a paper read before the Royal Society. Annales and Magazine of natural History. S. 2. Vol. 3. 1849.
20. Dönitz, W., Beiträge zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. Archiv von Reichert und Du Bois-Reymond. Jahrg. 1871.
21. M'Dougall, W., On the structure of cross-striated muscle, and a suggestion as to the nature of its contraction. The journal of anatomy and physiology norm. and path. New Series. Vol. XI. 1897.
22. Derselbe, A theory of muscular contraction. Ibid. Vol. XII. 1898.
23. Eberth, C. J., Über Myoryctes Weismanni. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XII. 1863.
24. v. Ebner, Victor, Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisierter Substanzen. Leipzig. W. Engelmann. 1882.
25. Eimer, Th., Die Entstehung und Ausbildung des Muskelgewebes, insbesondere der Querstreifung desselben als Wirkung der Thätigkeit betrachtet. Zeitschr. f. wiss. Zool. 53. Bd. Supplement. 1892.
26. Emery, C., Sur la structure des fibres musculaires striées de quelques vertébrées. Arch. ital. de biol. T. II. 1882.
27. Engelmann, Th. W., Mikroskopische Untersuchungen über die quergestreifte Muskelsubstanz. I. u. II. Pflügers Arch. Bd. VII. 1873.
28. Derselbe, Kontraktilität und Doppelbrechung. Pflügers Arch. Bd. XI.
29. Derselbe, Über Bau, Kontraktion und Innervation der quergestreiften Muskelfasern. Congrès internat. de méd. Amsterdam 1879.
30. Derselbe, Neue Untersuchungen über die mikroskopischen Vorgänge bei der Muskelkontraktion. Pflügers Arch. Bd. XVIII. 1878.
31. Derselbe, Flimmer- und Protoplasmabewegung. Hermanns Handb. d. Physiologie. Bd. 1. 1879.
32. Derselbe, Mikrometrische Untersuchungen an kontrahierten Muskelfasern. Pflügers Arch. Bd. XXIII. 1880.
33. Derselbe, Über den Bau der quergestreiften Substanz an den Enden der Muskelfasern. Pflügers Arch. Bd. 26. 1881.
34. Derselbe, Bemerkungen zu einem Aufsatz von Fr. Merkel: „Über die Kontraktion der quergestreiften Muskelfaser". Pflügers Arch. Bd. 26. 1881.
35. Derselbe, Über den faserigen Bau der kontraktilen Substanzen mit besonderer Berücksichtigung der glatten und doppelt schräg gestreiften Muskelfasern. Pflügers Arch. Bd. 25. 1881.
36. Derselbe, Über den Ursprung der Muskelkraft. Leipzig. Verlag von W. Engelmann. 1893.
37. Flögel, J. H. L., Über die quergestreiften Muskeln der Milben. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 8. 1872.

38. Foettinger, M. Alex., Sur les terminaisons des nerfs dans les muscles des insectes. „Onderzoekingen" etc. herausgegeben von F. C. Donders und Th. W. Engelmann. Bd. V. 1880.
39. Frédéricq, Léon, Génération et structure du tissu musculaire. Mémoire couronné. Bruxelles 1875.
40. Derselbe, Note sur la contraction des muscles striés de l'Hydrophile. Bull. de l'Acad. royale des sciences de Belgique. 45. Jahrg. T. 41. 1876.
41. *Fusari, R., Étude sur la structure des fibres musculaires striées. Arch. ital. de biol. T. 21. (?).
42. Geddes, Patrick, A Re-statement of the cell-theory etc. Together with an hypothesis of cell-structure and an hypothesis of contractility. Proceed. of Royal society of Edinburgh. Vol. XII. 1882/84.
43. van Gehuchten, A., Étude sur la structure intime de la cellule musculaire striée. La cellule. T. II. 1886.
44. Derselbe, Étude sur la structure intime de la cellule musculaire striée. Anat. Anz. Jahrg. II. 1887.
44a. Derselbe, Étude sur la structure intime de la cellule musculaire striée chez les vertébrées. La cellule. T. IV. 1888.
45. Gerlach, J., Über das Verhältnis der nervösen und kontraktilen Substanz des quergestreiften Muskels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13. 1877.
46. Haeckel, Ernst, Über die Gewebe des Flusskrebses. Müllers Arch. 1857.
47. Haycraft, John Berry, On the minute structure of striped muscle with special reference to a new method of investigation by means of „impressions" stamped in collodion. Proceed. of the Royal Society. Vol. 49. 1891.
48. Henle, J., Allgemeine Anatomie. Leipzig 1841.
49. Derselbe, Jahresbericht f. 1859. Leipzig u. Heidelberg 1861.
50. Derselbe, Jahresbericht f. 1862. Leipzig u. Heidelberg 1864.
51. Hensen, V., Über ein neues Strukturverhältnis der quergestreiften Muskelfaser. Arb. des Kieler physiol. Inst. 1868.
52. Derselbe, Nachträgliche Bemerkungen über die Struktur der quergestreiften Muskeln. Arb. des Kieler physiol. Inst. 1869.
53. Heppener, C. L., Über ein eigentümliches optisches Verhalten der quergestreiften Muskelfaser. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 5. 1869.
54. Hoche, Cl. L., Recherches sur la structure des fibres musculaires cardiaques. Bibliogr. anat. 1897. Nr. 3.
55. Kaufmann, K., Über Kontraktion der Muskelfaser. Arch. von Reichert und Du Bois-Reymond. Jahrgang 1874.
56. Keferstein, W., Über den feineren Bau der quergestreiften Muskeln von Petromyzon marinus. Arch. von Reichert und Du Bois-Reymond. Jahrgang 1859.
57. Knoll, Ph., Über protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskulatur. Denkschr. d. math.-naturw. Kl. d. Wiener Akad. Bd. 58. 1891.
58. Derselbe, Über helle und trübe, weisse und rote quergestreifte Muskulatur. Wiener Sitzungsber. Bd. 98. 1890.
59. Derselbe, Einige Bemerkungen zur Lehre von der Beschaffenheit und Funktion der Muskelfasern. Lotos. 1895. N. F. Bd. XV.
60. Koelliker, A., Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen. Leipzig. W. Engelmann. 1850.
61. Derselbe, Physiologische Untersuchungen über die Wirkung einiger Gifte. Virchows Arch. Bd. 10. 1856.
62. Derselbe, Einige Bemerkungen über die Endigungen der Hautnerven und den Bau der Muskeln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 8. 1857.

63. Koelliker, A., Über die Cohnheimschen Felder der Muskelquerschnitte. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI. 1866.
64. Derselbe, Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVII. 1888.
65. Derselbe, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. VI. Auflage. Bd. I. Leipzig 1888.
66. Krause, W., Über den Bau der quergestreiften Muskelfaser. I. Henle u. Pfeuffer. Bd. 33. 1868.
67. Derselbe, Die Querlinien der Muskelfasern in physiologischer Hinsicht. Zeitschr. f. Biol. Bd. V.
68. Derselbe, Über den Bau der quergestreiften Muskelfaser. II. Henle u. Pfeuffer. Bd. 34. 1869.
69. Derselbe, Die motorischen Endplatten der quergestreiften Muskelfasern. Hannover 1869.
70. Derselbe, Allgemeine und mikroskopische Anatomie. Hannover 1876 und Nachträge zur allgemeinen und mikroskopischen Anatomie. Hannover 1881.
71. Kühne, W., Untersuchungen über Bewegungen und Veränderungen der kontraktilen Substanzen. Arch. von Reichert und Du Bois-Reymond. Jahrg. 1859.
72. Derselbe, Über die peripherischen Endorgane der motorischen Nerven. Leipzig, W. Engelmann. 1862.
73. Derselbe, Eine lebende Nematode in einer lebenden Muskelfaser beobachtet. Virchows Arch. Bd. 26. 1863.
74. Derselbe, Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig, W. Engelmann. 1864.
75. Derselbe, Neue Untersuchungen über motorische Nervenendigung. Zeitschr. f. Biologie. Bd. 23. 1886.
76. Langerhans, Paul, Zur Histologie des Herzens. Virchows Arch. Bd. 58. 1873.
77. Leydig, Franz, Vom Bau des tierischen Körpers. Tübingen 1864.
78. Derselbe, Zelle und Gewebe. Bonn 1885. Emil Strauss.
79. Derselbe, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. 1857.
80. von Limbeck, Zur Kenntnis des Baues der Insektenmuskeln. Wiener Sitzungsber. Bd. 91. 1885.
81. Marchesini, Rinaldo und Ferrari, Francesco, Untersuchungen über die glatte und die quergestreifte Muskelfaser. Anat. Anz. Bd. XI. 1896.
82. Margo, Theodor, Neue Untersuchungen über die Entwickelung, das Wachstum, die Neubildung und den feineren Bau der Muskelfasern. Wiener Sitzungsber. Bd. 36. 1859.
83. Martin, Hippolyte, Recherches sur la structure de la fibre musculaire striée et sur les analogies de structure et de fonction entre le tissu musculaire et les cellules à batonnets (protoplasma strié). Arch. de physiol. norm. et pathol. Série II. T. 9. 1882.
84. Marshall, C. F., Observations on the structure and distribution of striped and unstriped muscle in the animal kingdom, and a theory of muscular contraction. Quart. Journ. of mikr. Sc. Vol. 28. 1888.
85. Melland, B., A simplified view of the histology of the striped muscle-fibre. Quart. Journ. of mikr. Sc. Vol. 25. N. S. 1885.
86. Merkel, Fr., Der quergestreifte Muskel. I. Das primitive Muskelelement der Arthropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 8. 1872.
87. Derselbe, Der quergestreifte Muskel. II. Der Kontraktionsvorgang im polarisierten Licht. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 9. 1873.
88. Derselbe, Über die Kontraktion der gestreiften Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 19. 1881.

89. Mingazzini, P., Sul preteso reticulo plastinico della fibra muscolare striata. Bollet. della società di naturalisti in Napoli. An. II. Fasc. 1. (1887?)
90. Montgomery, Edmund, Zur Lehre von der Muskelkontraktion. Pflügers Arch. Bd. 25. 1881.
91. Müller, Elias, Die Theorie der Muskelkontraktion. Nachr. d. k. Gesellsch. d. Wissensch. Göttingen. Nr. 7. 1889.
92. Derselbe, Theorie der Muskelkontraktion. Göttinger gelehrt. Anz. Nr. 16. 1891.
93. Munk, Hermann, Zur Anatomie und Physiologie der quergestreiften Muskelfaser der Wirbeltiere, mit Anschluss von Beobachtungen über die elektrischen Organe der Fische. Nachr. d. Gesellsch. d. Wissensch. Göttingen. 1858. Nr. 1.
94. Nasse, Otto, Zur mikroskopischen Untersuchung des quergestreiften Muskels. Pflügers Arch. Bd. XVII. 1878.
95. Derselbe, Zur Anatomie und Physiologie der quergestreiften Muskelsubstanz. Leipzig, F. C. W. Vogel. 1882.
96. *Nelson, E. M., Striped muscle fibre of pig. The journ. of the Quekett mikr. Club. S. II. Vol. V. 1892.
97. Nicolaides, Über die mikroskopischen Erscheinungen bei der Kontraktion des quergestreiften Muskels. Du Bois Reymonds Arch. Jahrg. 1885.
98. *Pilliet, A. H., Études sur la constitution de la fibre musculaire striée. Bull. de la soc. anat. de Paris. 1892. S. 5. T. VI. Année 67.
99. Derselbe, Sur la constitution homogène de la fibrille etc. Compt. rend. de la soc. de biol. S. 9. T. IV. 1892. pag. 321.
100. Ramón y Cajal, Observations sur la texture des fibres musculaires des pattes et des ailes des insectes. Internat. Monatsschr. Bd. 5. 1888.
101. Ranvier, Technisches Lehrbuch der Histologie. Übers. von Nicati u. von Wyss. Leipzig 1888.
102. Derselbe, Leçons sur l'histologie du système nerveuse. T. II. Paris 1878.
103. Derselbe, Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire. Paris 1880.
104. Reiser, Karl, Die Einwirkung verschiedener Reagentien auf den quergestreiften Muskelfaden. Diss. Zürich 1860.
105. Remak, Robert, Über die Zusammenziehung der Muskelprimitivbündel. Müllers Arch. Jahrg. 1843.
106. Renaut, J., Note sur les disques accessoires des disques minces dans les muscles striés. Comptes rendus. Paris. T. 85. 1877.
107. Retzius, G., Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. Biol. Unters. herausgeg. von Retzius 1881.
108. Derselbe, Muskelfibrille und Sarkoplasma. Biol. Unters. von Retzius. N. F. I, 2. 1890.
109. Rollet, Alex., Untersuchungen zur näheren Kenntnis des Baues der quergestreiften Muskelfaser, Wiener Sitzungsber. math.-nat. Klasse. Bd. XXIV. 1857.
110. Derselbe, Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern. I. Teil: Wiener Denkschr. Math.-nat. Klasse. Bd. 49. 1885. II. Teil: Wiener Denkschr. Bd. 51. 1885.
111. Derselbe, Anatomische und physiologische Bemerkungen über die Muskeln der Fledermäuse. Wiener Sitzungsber. Bd. 98. Abt. III. 1889.
112. Derselbe, Über die Flossenmuskeln des Seepferdchens (Hippocampus antiquorum) und über Muskelstruktur im allgemeinen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII.
113. Derselbe, Über die Streifen N (Nebenscheiben), das Sarkoplasma und die Kontraktion der quergestreiften Muskelfasern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891.
114. Ronjon, A., Note sur les derniers éléments aux quels on puisse parvenir par l'analyse histologique des muscles striés. Comptes rendus. Paris. Bd. 81. 1875.

115. Rouget, Charles, Mémoire sur les tissus contractiles et la contractilité. Journ. de la pyhsiol. publié par Brown-Séquard. T. VI. 1863.
116. Derselbe, Sur les phénomènes de la polarisation qui s'observent dans quelques tissus des végétaux et des animaux etc. Ibidem. T. V. 1862.
117. Rutherford, Wm., On the structure and contraction of striped muscular fibre. Journ. of Anat. and Phys. 1897.
118. Derselbe, On the structure and contraction of striped muscle of crab and lobster. Proc. Roy. Soc. Edinb. 1890.
119. Sachs, C., Die quergestreifte Muskelfaser. Arch. von Reichert u. Du Bois-Reymond. Jahrg. 1872.
120. Schäfer, Albert, On the minute structure of the leg-muscles of the water-beetle. Philosophical Transactions of the Royal Soc. Vol. 163. 1874.
121. Schäfer, E. A., On the structure of cross-striated muscle. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. VIII. 1891.
122. Derselbe, On the minute structure of the muscle-columns or sarcostyles which form the wing-muscles of insects. From the Proceed. of the royal Soc. Vol. 49. 1891.
123. Schaffer, Josef, Beiträge zur Histologie und Histogenese der quergestreiften Muskelfasern des Menschen und einiger Wirbeltiere. Wiener Sitzungsber. Bd. 102. 1873.
124. Schiefferdecker, P. u. Kossel, A., Gewebelehre. Bd. II.: Die Gewebe des menschlichen Körpers etc. Braunschweig, Verlag von Harald Bruhn. 1891.
125. Schipiloff, C. u. Danilewsky, A., Über die Natur der anisotropen Substanzen des quergestreiften Muskels und ihre räumliche Verteilung im Muskelbündel. Hoppe-Seylers Zeitschr. Bd. V.
126. Schultze, Max, Über Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe. Reichert u. Du Bois-Reymonds Arch. 1861.
127. Schwann, Th., Siehe Joh. Müllers Handbuch der Physiologie. Bd. II. pag. 33.
128. Derselbe, Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. Berlin 1839.
129. *Tayler, L., The striped muscle fibre: a few points in its comparative histology. Amer. month. micr. Journ. Vol. 18.
130. Thin, G., On the minute anatomy of muscle and tendon, and some notes regarding the structure of the cornea. Edinburgh med. journ. Vol. 20. 1874—75.
131. Derselbe, On the structure of muscular fibre. Quart. journ. of micr. Sc. Bd. XVI. 1876.
132. Tourneux, F., Sur les modifications structurales que présentent les muscles jaunes du Dytique pendant la contraction. Journ. de l'anatomie et de la physiologie norm. et path. Année 28. 1892.
133. Valentin, G., Gewebe des menschlichen und tierischen Körpers. Rudolph Wagners Handwörterb. d. Physiol. Bd. I. 1842.
134. Wagener, G. R., Die Entwickelung der Muskelfaser. Schriften d. Gesell. z. Beförderung d. ges. Naturw. Marburg 1869.
135. Derselbe, Über die quergestreiften Muskeln. Sitzungsber. d. Gesell. z. Beförderung d. gesamt. Naturw. Marburg 1872. Nr. 2.
136. Derselbe, Über einige Erscheinungen an den Muskeln lebendiger Corethra-plumicornis-Larven. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. 1873.
137. Derselbe, Über die quergestreifte Muskelfibrille. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. IX. 1873.
138. Derselbe, Über die Entstehung der Querstreifen auf den Muskeln und die davon abhängigen Erscheinungen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1880.
139. Derselbe, Die Entstehung der Querstreifen auf den Muskeln. Pflügers Arch. Bd. XXX. 1883.

140. *Weiss, G., Sur l'architecture des muscles. Comptes rend. de la soc. de biolog. Paris. T. 4.

141. Will, Fr., Einige Worte über die Entstehung der Querstreifen der Muskeln. Müllers Arch. Jahrg. 1843.

142. *Wythe, The ultimate structure of striated muscle. Occident. med. Times. Sacramento. T. V. 1892.

143. Heidenhain, Martin, Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. Anat. Anz. Bd. XVI. 1899.

144. Rollet, Alexander, Untersuchungen über Kontraktion und Doppelbrechung der quergestreiften Muskelfasern. LVIII. Bd. d. Wiener Denkschr. d. math.-naturwiss. Klasse. 1891.

Abgeschlossen im Mai 1899. Die mit einem * bezeichneten Schriften sind mir nicht zugänglich gewesen. Das Litteraturverzeichnis enthält durchaus nicht etwa alle Arbeiten über die Histologie des Muskels, sondern nur diejenigen, welche sich auf die spezifische Struktur der quergestreiften Muskelsubstanz beziehen.

Inhalt.

Einleitung.

(1.) Neben allen möglichen künstlichen Methoden der Untersuchung des quergestreiften Muskels hat zu allen Zeiten die Beobachtung des frischen lebenden Materiales eine sehr grosse Rolle gespielt. Die ausserordentliche Verschiedenheit der Resultate, zu denen die Einzelnen kamen, brachte es mit sich, dass man bald argwöhnisch wurde und die Untersuchung in den üblichen sogenannten „indifferenten" Zusatzflüssigkeiten nicht mehr für völlig vertrauenswürdig gelten lassen wollte. Also liess man die künstlichen Medien bei seite und untersuchte das Gewebe, wie es aus dem Körper entnommen wurde. Da hierbei die rasche Eintrocknung hinderlich war, so präparierte Merkel die Muskelfasern in Hühnereiweiss auf, ein Mittel, das in der That Gutes zu leisten scheint. Im übrigen entbehrt wohl die allzu grosse Besorgnis vor leichter Veränderlichkeit der Muskelsubstanz (Engelmann [27]) doch der rechten Begründung, da die Muskelstruktur ja viel resistenter ist und unter sehr viel gröberen Formen auftritt als die gewöhnlich zu beobachtenden Zellstrukturen. Dass diese aber nach dem Tode durchaus nicht so leicht zu Grunde gehen, das haben viele Beobachtungen in neuerer Zeit gezeigt, so namentlich auf dem Gebiete der indirekten Teilungsfiguren. Allerdings ist beim Muskel die Untersuchung des lebenden Objektes in manchen Fällen garnicht zu ersetzen, namentlich dann, wenn es gilt, den Prozess der Zusammenziehung, der Kontraktion, seinen formalen und zeitlichen Verhältnissen nach genauer zu kontrollieren.

Gewöhnlich sind nur „überlebende" Muskelfasern untersucht worden; indessen hat man auch durchsichtige kleine Geschöpfe in unverletztem Zustande herangezogen, so die berühmte Larve von Corethra plumicornis (G. R. Wagener), ferner Daphniden, kleine Spinnen u. s. w. Diese vielfältigen Untersuchungen am lebenden Materiale, wie überhaupt die Untersuchungen ungefärbter Objekte, haben nun im allgemeinen nicht den Erfolg für die Wissenschaft gehabt, den man billigerweise angesichts der grossen durch viele Jahrzehnte hindurch fortgeführten Anstrengungen berechtigt wäre zu erwarten, und zwar darum, weil der Muskel infolge spezieller Verhältnisse im ungefärbten lebenden, wie auch fixierten Zustande ein recht schwieriges Objekt ist. Diese schwierigen Nebenumstände sind die folgenden:

(1a.) Vom Muskelprimitivbündel kann man zweierlei verschiedene Bilder erhalten, welche als das Positiv- und das Negativbild bezeichnet werden sollen. Man erhält nämlich im allgemeinen entweder die Ansicht

der Fibrillärstruktur, welche aus der bündelweisen Gruppierung der Fibrillen und Säulchen hervorgeht, oder man erhält das Bild der mit Sarkoplasma gefüllten Interstitien. Beide Bilder können dunkel auf hellem Grunde erscheinen, und zwar zeigt sich das erstere bei tiefer, das letztere bei hoher Einstellung. Diese Verhältnisse sind von Rollet in so klarer und überzeugender Weise dargestellt worden, dass wohl niemand irgend etwas Wesentliches wird hinzufügen können. Wir bezeichnen aber nicht wie Rollet und ihm nachfolgend Retzius [108] das Bild des Sarkoplasmas als das positive und entsprechend das der Fibrillen als das negative, sondern wir wählen die Bezeichnung umgekehrt, nicht um Verwirrung zu stiften, sondern um solche zu verhindern. Von Positiv- und Negativbildern ist schon häufiger in der allgemeinen Strukturlehre gesprochen worden; man pflegt aber dann das Bild des wesentlichen Teiles als das Positiv, das Bild der in dem eingeschobenen Lückensystem befindlichen Ausfüllungsmasse als das Negativ zu bezeichnen. Da nun hier beim Muskel, auch im Sinne von Rollet und Retzius, die Fibrillen oder Fibrillenbündel (Säulchen von Koellikers) den morphologisch und physiologisch wesentlichen Teil vorstellen, so müssen diese als die „positiven“ Strukturelemente bezeichnet werden.

(1b.) Eine besondere Schwierigkeit ist bedingt durch den Wechsel der funktionellen Zustände. Die Querstreifung scheint so sehr veränderlich, dass noch heute einige Autoren derselben eine vergleichsweise geringe Bedeutung beimessen. Wir haben aber thatsächlich einen allgemeinen Anhalt für den Vergleich verschiedener Zustände der Fasern desselben Objektes an der Abmessung oder wenigstens genaueren Abschätzung der Entfernung der Querstreifen von einander. Fasern mit gleicher Entfernung der Querstreifen (mit gleicher Höhe der „Muskelfächer“) werden im allgemeinen das gleiche Bild zeigen (Frédéricq). Bei Vergleichung verschiedener Muskeln von demselben oder von verschiedenen Geschöpfen muss der Zustand der totalen Erschlaffung der Muskelfaser mit grösstmöglicher Entfernung der Querstreifen zu Grunde gelegt werden. Geschieht die Vergleichung korrekt, so stellt sich heraus, dass die Querstreifung, abgesehen von Nebensächlichem, im wesentlichen durch die ganze Tierreihe hindurch eine ausserordentliche Konstanz zeigt.

(1c.) Bei Beobachtung der Querstreifung können Irrtümer dadurch entstehen, dass hohe und tiefe Einstellungen miteinander verwechselt und irrtümlicherweise dann zu einem einheitlichen histologischen Bilde kombiniert werden. Es muss jederzeit in Rechnung gezogen werden, dass die relativen Helligkeitsverhältnisse der Querstreifen, der fibrillären und der sarkoplasmatischen Substanz beim Übergang von der hohen zur tiefen Einstellung

oder vice versa eine totale Umkehrung erleiden: was bei tiefem Fokus dunkel war, wird bei hohem Fokus hell und umgekehrt (schon von Dobie 1849 richtig beobachtet, ferner Amici und andere). Es ist aber nun durch die Jahre hindurch zur konventionellen Übung geworden, wenn von „dunklen" und „hellen" Querstreifen gesprochen wird, den tiefen Fokusstand zu Grunde zu legen, was auch für uus Geltung haben soll.

(1d.) Helle und dunkle Querstreifen besitzen einen verschiedenen Brechungsindex. Da nun stärker und schwächer brechende Lagen in der Längenrichtung des Primitivbündels sich in regelmässiger, scharf begrenzter Folge wiederholen, so verhalten sich diese gegenüber den von unten her einfallenden Strahlen wie „ein Konvolut spiegelnder Flächen" (Merkel, 1872 [86], pag. 246), oder genauer: wie ein System planparalleler spiegelnder Flächen, die in Form einer Säule übereinandergesetzt sind. Strahlen, die unter spitzen Winkeln auf jene Flächen auftreffen, müssen an der Stelle des Überganges vom dichteren zum dünneren Medium eine totale Reflektion erleiden. Dies hat zur Folge, dass wir im mikroskopischen Bilde beim frischen Objekte unter Umständen gewisse dunkle Querzonen erhalten, welche in der Form und Anordnung den wirklichen Querstreifen folgen, doch aber, in der Sprachweise der Autoren, nur ein blosser „optischer Effekt sind". Diese Spiegelungen scheinen gelegentlich zu Irrtümern geführt zu haben.

Da alles in allem genommen die Untersuchung lebender Muskelfasern schwierig ist, so ist es notwendig, dass das Auge zuvor durch die Untersuchung entsprechend gefärbter oder selbst künstlich bearbeiteter Präparate gründlich geschult werde; dann wird man in der Lage sein, an dem durchsichtigen lebenden Objekt sich zurecht zu finden, bezw. auch dort schwerer wahrnehmbare Merkmale der Struktur wieder zu erkennen und weiter zu verfolgen (hierüber vergl. Rollet [110] II, pag. 33). Ein solcher modus procedendi entspricht dem historischen Fortschritt der mikroskopischen Wissenschaften in den letzten Jahrzehnten; denn fast alle unsere neu erworbenen Kenntnisse entstammen von gefärbten feinen Schnitten und die Beobachtungen, die wir an diesen machten, sind dann im günstigen Falle am lebenden Objekt kontrolliert und verifiziert worden, ohne dass es indessen der Natur der Sache nach möglich wäre, am lebenden Objekte — mangels geeigneter Brechungsunterschiede — alles wahrzunehmen, was das gefärbte Präparat zeigt. Am lebenden Muskel kann man schliesslich, wie Rollet sagt, nach gründlicher Schulung des Blickes am toten gefärbten Objekt „sehr viel" sehen und ich muss dem Autor hierin völlig beistimmen.

(2a.) Was die zur Untersuchung herangezogenen Objekte anlangt, so möge folgendes genügen. Die quergestreifte Muskulatur ist im Tierreiche sehr weit verbreitet. Die Siphonophoren sollen quergestreifte Muskulatur an den Schwimmglocken besitzen, die Quallen ebenso an der Unterfläche des Schirmes, durch dessen rhythmische Kontraktion sie sich fortbewegen. Bei den Bryozoën sind die Zurückzieher des Darmtraktus und der Tentakelkrone querstreifig, bei den Rädertieren ebenso die Retraktoren des Räderorganes. Auch bei Sagitta und den Salpen soll querstreifige Muskulatur vorkommen (Nasse). Sie ist bei den Schnecken ferner vorhanden am Herzen (Patella) und am Stützapparat der Radula; bei Pecten ist der Schalenmuskel quergestreift (Marshall). Die bis hierher aufgezählten Objekte sind aber noch sehr wenig untersucht worden und die meisten Arbeiten beziehen sich auf die Kreise der Arthropoden und der Vertebraten. Man kann sagen, dass fast alle feineren Struktureinzelheiten zunächst bei Insekten und Krebsen aufgefunden worden sind, weil wir bei diesen die günstigsten Untersuchungsobjekte haben, die wir kennen; dagegen hat die Muskulatur der Wirbeltiere wesentlich immer nur zum Vergleich gedient.

(2b.) Da ein grosser Teil der Arbeiten sich ganz oder teilweise auf die eigenartige Flügelmuskulatur der Insekten bezieht (von Koelliker, Amici, Aubert, Rouget, Wagener, Merkel, Biedermann, Ranvier, von Limbeck, Ciaccio, Mingazzini, Ramón y Cajal, van Gehuchten, Schäfer, Retzius, Tourneux, Eimer, M'Dougall und andere), so sei mir erlaubt, einige Worte zur Orientierung des Lesers an diese Stelle zu setzen. Es ist verhältnismässig schwierig, aus einem gewöhnlichen Primitivbündel eines Wirbeltieres oder eines Insektes im lebensfrischen Zustande desselben Fibrillen oder feinere Fibrillenbündel (Säulchen) zu isolieren. Ganz anders bei der Flügelmuskulatur der Insekten. Betreffs dieser haben zuerst von Siebold (1848), von Koelliker (1850) und Aubert (1853), später viele andere gezeigt, dass sie schon in frischem Zustande äusserst leicht in „Fibrillen" zerfällbar ist. Diese letzteren, häufig in kurzer Weise als „Thoraxfibrillen" bezeichneten Gebilde stellen bei vielen Insekten ziemlich dicke Cylinder vor, welche sich als ein ausgezeichnetes Untersuchungsobjekt erwiesen haben. Dass sie so leicht isolierbar sind, wurde von jeher auf zwei Ursachen zurückgeführt. Erstens vermisste man das Sarkolemm, sodass jener feste Zusammenschluss der Fibrillen, wie er sonst in dem Primitivbündel gegeben ist, zu fehlen schien; ferner traf man zwischen den Elementarteilen eine reichliche, eigenartige, leicht sich zersetzende Substanz (heute: Sarkoplasma), welche das Auseinanderfallen der Fibrillen ungemein begünstigt. Daher

fand man sich veranlasst, kurzweg von der „fibrillären Flügelmuskulatur“ der Insekten zu sprechen, indem man meinte, dass unter Ausschluss der Primitivbündel hier die Fibrillen das einzig nachweisbare histologische Element sind. Gleichwohl war bereits den alten Autoren bekannt, dass bei manchen Insekten, besonders Orthopteren (Blatta, Locusta, Forficula etc.) sich die Flügelmuskulatur ganz ebenso verhält, wie die übrige Körpermuskulatur, und seit von Koelliker (1888) Übergangsformen zwischen beiden Typen nachwies, ist eine prinzipielle Scheidung nicht mehr möglich. Dann hat Ramón das Sarkolemm, wie es scheint, bei den Flügelmuskeln aller Insekten durchgehends aufgefunden, auch, was richtig ist, nachgewiesen, dass die „Thoraxfibrillen“ auf dem Querschnitt der zugehörigen Muskelfasern im wesentlichen ebenso angeordnet sind, wie bei den gewöhnlichen Stamm- und Extremitätenmuskeln. Es bliebe noch der Unterschied, dass die Flügelmuskelfibrillen bei vielen Insekten sehr dick sind, bis zu 4 μ, und dass die Zwischensubstanz oder das Sarkoplasma sehr reichlich ist. Das letztere ist sicher der Fall; was aber die Dicke der Fibrillen anlangt, so scheint sich immer mehr herauszustellen, dass viele der vermeintlichen Fibrillen in Wahrheit Fibrillengruppen oder Säulchen im Sinne der Autoren sind; dies wurde unter anderem durch von Koelliker (1888) unzweifelhaft für eine Cikadengattung nachgewiesen.

Wenn also in Folgendem die Flügelmuskeln der Insekten citiert werden, so ist an Muskeln mit sehr reichlichem, leicht zerfallendem Sarkoplasma zu denken, deren Fibrillen oder Säulchen, letztere meist von grobem Kaliber, sich nach der Herausnahme aus dem Körper ohne weiteres leicht isolieren und daher auch leicht in kontraktionsfähigem Zustande untersuchen lassen.

(3.) Was die Nomenklatur anlangt, so liegt nicht in meiner Absicht, die in der Litteratur vorkommenden Synonyma alle vollständig aufzuzählen; wer sich dafür interessiert, findet die von den Autoren gebrauchten Namen bei van Gehuchten (43) zusammengestellt. Für die Zwecke dieses Berichtes genügt es, die gebräuchlichsten und besten Namen festzuhalten, zu deren Erläuterung beistehendes Schema dienen soll (Fig. 1).

Wir unterscheiden in der Längsansicht gröbere Längsbündel, die Muskelsäulchen von Koellikers; diese sind spaltbar in die „Fibrillen“. Zwischen den Säulchen ist eine protoplasmatische Substanz nachgewiesen worden, das neuerdings von Rollet sog. Sarkoplasma (Sarkoglia Kühne). Auf dem Querschnitt des Primitivbündels ergiebt der Querschnitt der Säulchen in Gemeinschaft mit dem Sarkoplasma das Bild der Cohnheimschen Felderung. Was die Querstreifung anlangt, so ziehen wir allem

anderen die Bezeichnungsweise Rollets vor, der bekanntlich die Streifen durch Buchstaben kennzeichnete, wodurch nichts präjudiziert wird. Indessen wollen wir eine Reihe von Namen, die auch sonst überall gebräuchlich sind, damit nicht ausschliessen. Die folgenden Aufstellungen dienen ausschliesslich der Orientierung; die Belege für meine Auffassung folgen erst im Verlaufe der weiteren Ausarbeitung.

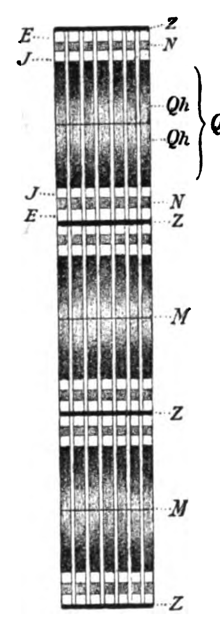


Fig. 1.

Schema der Querstreifung im Anschluss an Schiefferdecker. Die Streifen Z und M (Grund- und Mittelmembranen) sind als von einer Seite zur anderen durchlaufend dargestellt; Z ist stärker als M. Die Nebenscheibe N wurde einstweilen noch als Fibrillenglied aufgefasst.

Die Querstreifen unterscheide ich in zwei Klassen. Die erste Klasse wird repräsentiert durch Streifen, welche der Ausdruck eines allgemeinen Strukturprinzipes sind; sie lassen sich auf die auch sonst bei parallelfasrigen protoplasmatischen Struktursystemen vorkommenden Querverbindungen zurückführen. Wir haben dann aber noch eine zweite Klasse von Streifen, welche nicht auf Querverbindungen der Fibrillen beruhen, sondern besondere Differenzierungen der kontraktilen Materie sind. Zu den Querstreifen der ersten Art gehört 1. **die Grundmembran** von Krause oder Zwischenscheibe von Engelmann, Streifen **Z** von Rollet. Die Grundmembran läuft, wie wir im Anschluss an mehrere frühere Autoren klarlegen werden, quer durch das Primitivbündel hindurch. Die Membran ist mithin auflösbar in Glieder zweierlei Art; die einen Glieder entsprechen den Fibrillen und sind Teile von diesen (Glieder **Z** f); die anderen entsprechen den sarkoplasmatischen Durchgängen zwischen den Fibrillen (Glieder **Z** s). Die Grundmembran ist doppelt brechend (Brücke, Krause, Rollet u. a.). 2. Die **Mittelscheibe** von Hensen und Merkel; sie verhält sich im ganzen durchaus analog wie Z, nur ist sie feiner. Da mir eine gute positive Beobachtung über das kontinuierliche Durchlaufen des Streifens vorliegt (das Nähere unten), so stelle ich ihn mit Z zusammen. Analog dem Ausdruck „Grundmembran" kann als entsprechendes Wort die Bezeichnung **„Mittelmembran"** gebraucht werden. Rollet hat für diesen Streifen keinen besonderen Buchstaben, da er ihn mit einem anderen (der mittleren Aufhellungszone von Q) fortwährend verwechselt. Ich nenne den Streifen **M** und unterscheide analog wie bei Z die Unterabteilungen Mf und Ms. Die Membran ist einfach brechend (?).

Durch je zwei Streifen Z wird ein Krausesches **Muskelfach** begrenzt; die Mittelmembran halbiert dasselbe. Derjenige Anteil eines Muskelfaches, welcher einem einzelnen Muskelsäulchen von Koellikers entspricht, heisst bei Krause „Muskelkästchen". Diese Bezeichnung ist entbehrlich und auch wohl der Sache nach verfehlt. Bei Schäfer heisst eben dieser Abschnitt sarcomere; ähnlich im Deutschen: „Muskelelement".

Die zweite Klasse der Querstreifen enthält folgende Glieder: 1. Der dichte und stark färbbare Streifen **Q** von Rollet. Er wird allgemein als „Querscheibe", **dunkles Querband** oder ähnlich bezeichnet. Er entspricht den Fleischteilchen, sarcous elements, von Bowman. Bei Rollet hiess er früher „Hauptsubstanz". Der Streifen Q wird durch M halbiert. Zu beiden Seiten von M existiert innerhalb von Q in häufigen Fällen eine deutliche Aufhellungszone von offenbar geringerer Dichte. Diese bezeichne ich mit Schiefferdecker als **Qh**. Q ist doppeltbrechend (Brücke und nachfolgende Autoren); Qh ist ebenso doppeltbrechend, aber weniger stark. — 2. Q füllt das Muskelfach nicht völlig aus, sondern es bleibt ein heller Zwischenraum zwischen Q und Z. Auf diesem Niveau ist die Fibrille weniger stark färbbar, weniger dicht. Dieser Streifen wird bei Rollet mit **J** bezeichnet. Er ist einfach brechend (Brücke, Engelmann, Flögel u. a.). Die Kombination J + Z + J bildet die „Zwischensubstanz" der früheren Rolletschen Bezeichnungsweise oder das **helle Querband** im Gegensatz zum dunklen Querband (Q).

Zu allem diesem müssen wir noch die „Körnerschicht" von Flögel oder die **Nebenscheibe** von Engelmann, von Rollet mit **N** bezeichnet, hinzufügen. Über dieses Gebilde gehen die Ansichten so weit auseinander, dass in einer vorläufigen Übersicht darüber nichts zu sagen ist. Es ist bisher nicht mit Sicherheit festgestellt worden, ob die Glieder dieses Streifens innerhalb der Fibrillen liegen, also Teile derselben sind, oder ob sie zwischen den Fibrillen liegen (Retzius), oder ob nicht vielleicht das, was unter dem Kollektivnamen „Nebenscheiben" geht, eventuell zwei oder mehrere ganz verschiedene Dinge sind (van Gehuchten). Ist der Streifen vorhanden, so teilt er den zwischen Q und Z gelegenen einfach brechenden Abschnitt in zwei Teile. Rollet bezeichnet dann den Abschnitt zwischen Q und N mit dem Symbol **J**, den Abschnitt zwischen N und Z mit dem Symbol **E**.

I. Kapitel: Die fibrilläre Textur der Muskelsubstanz.

(4.) Die Lehre von der fibrillären Textur der Muskelsubstanz ist mehr denn 100 Jahre alt; seit den Anfängen der mikroskopischen Forschung

auf dem Gebiete der tierischen Gewebelehre ist der fibrillären Zusammensetzung immer wieder das Wort geredet worden und trotz dessen hat es zu keiner Zeit an Zweiflern gefehlt, welche neue Strukturhypothesen zu begründen versuchten. Da diese Bestrebungen bis in die allerletzte Zeit hineinreichen, so muss hier die Frage nach der Muskelfibrille wieder aufgenommen werden.

Es ist klar, dass jeder Forscher, der an irgend eine Untersuchung der körperlichen Struktur herantritt, für den Fall, dass ihm die Funktion der betreffenden Teile bereits in genauer Weise bekannt ist, sich auf Grund derselben schon eine ungefähre Vorstellung von den Befunden wird bilden können, die seiner warten. In dieser Beziehung muss hervorgehoben werden, dass es meines Wissens in der modernen Physiologie keine irgendwie Beachtung verdienende oder ernsthaft besprochene Theorie der Muskelkontraktion giebt, die in der Lage wäre, auf einen parallel zur Richtung der Kontraktion geordneten, serialen oder reihenweis sich vollziehenden Aufmarsch der kleinsten kontraktilen Teilchen verzichten zu können. Denn in einer solchen Anordnung allein ist die Grundbedingung für eine geordnete Kontraktion in bestimmter Richtung gegeben. Die Struktur muss mit der Funktion in Einklang sein, und es ist nicht im geringsten zweifelhaft, dass die präsumptive Fibrillärstruktur dem physiologischen Erfordernis entsprechen würde.

Auf anatomischem Gebiete liegen uns folgende Vergleiche und theoretische Erwägungen nahe. Es weiss jeder, dass die Gewebe der ganzen Bindegewebsgruppe faserig differenziert sind, und dass, soweit sich dies irgend verfolgen liess, die Richtung der Faserung in die Richtung der mechanischen Beanspruchung oder der Zugspannung fällt (Sehnen, Bänder, Fascien, Aponeurosen). Ähnliches haben wir auf dem Gebiete des Knochensystems, wo Druck und Zug faserige Differenzierungen bedingen (Spongiosabälkchen), welche in die Richtungen der maximalen Zerrungen und Pressungen fallen. Es ist daher nicht einzusehen, wie ein derartiges allgemeines Bildungsprinzip sich auf den Rahmen der einen oder der anderen Gewebsgruppe beschränken, z. B. bei der Sehne Halt machen und nicht seinen Wirkungsbereich auf den Muskel ausdehnen sollte. Denn der Muskel arbeitet vermöge der Spannung, die ihm durch innere Vorgänge im Momente der Erregung gegeben wird; er ist im eigentlichsten Sinne des Wortes das Organ für die aktive Verwendung elastischer Kräfte, und wenn nun ein menschlicher Muskel von 1 qcm Querschnitt durch Entwickelung von Spannkräften 10 kg das Gleichgewicht zu halten vermag, so ist, wie gesagt, nicht einzusehen, warum nur die Sehne in der Richtung der Kraft fibrillär differenziert sein sollte und nicht der Muskel auch. Wir müssen uns

daher an den Gedanken gewöhnen, dass die nämliche physikalische Kraft (hier die Zugspannung) Organe und Teile gleichviel welcher Art (also z. B. Knochen, Sehne, Muskel etc., eventuell auch das Zellprotoplasma selbst) in der gleichen Weise gestaltend beeinflusst, und es wäre Aufgabe der allgemeinen Anatomie, derartige formbildende Kräfte namhaft zu machen und zu zeigen, wie sie ohne Rücksicht auf die Grenzen der deskriptiven Zellen-, Gewebe- und Organlehre überall sich entsprechende Gestaltungen zur Folge haben.

(5a.) Die Lehre von der Fibrillärstruktur des Muskels empfing ihre eigentliche wissenschaftliche Begründung durch Theodor Schwann (1839 und 1840), der auch die Muskelkerne entdeckte. Aber eben in jener Zeit begann mit Bowman ([8] 1840 und 1841) eine zweite Strömung in der Litteratur, welche zur Leugnung der „Präexistenz“ der Fibrillen führte. Ich habe von der bekannten Hypothese dieses Gelehrten nie anders reden hören als in folgendem Sinne: Das primitive Element des Muskels sei das prismatische sarcous element, welches dem Streifen Q der heutigen Terminologie entspricht; diese Elemente seien in der Länge und in der Quere des Muskels durch Vermittelung eines Längs- und eines Querbindemittels in Reihen, bezw. in Querebenen angeordnet, und daraus folge nun mit Notwendigkeit eine künstliche Spaltbarkeit einerseits in Fibrillen, andererseits in Scheiben, die berühmten discs von Bowman.

In der Originalabhandlung Bowmans ([8] erster Teil von 1840) ist hiervon eigentlich nichts zu finden. Nachdem der Autor festgestellt hat, dass die Fibrillierung und Querstreifung durch die ganze Dicke des Primitivbündels hindurchgeht, fährt er folgendermassen fort (pag. 469):

„Die Verbindungen zwischen angrenzenden Scheiben (— das sind also die dunklen Querbänder oder die „discs“ nach Bowman — der Ref.) sind zum mindesten so zahlreich wie die Fibrillen und bestehen aus den Teilen der Fibrillen, welche deren Segmente (— das sind die prismatischen sarcous elements — der Ref.) zu einem einzigen Faden verknüpfen... Dass da ebenso ganz bestimmte Mittel der Verbindung zwischen den Segmenten sich seitlich berührender Fibrillen vorhanden sind, wodurch die Scheiben mehr oder weniger fest in sich verbunden werden, geht durchaus klar hervor aus der Regelmässigkeit, mit der die Fibrillen ihre gegenseitige Lage unterhalten; und es ist nicht wenig wunderbar, dass dies die Aufmerksamkeit der Anatomen, wie es scheint, bisher in so geringem Grade erregt hat ... Was diese Verbindungsmittel sein mögen, das ist indessen auf keine Weise leicht zu bestimmen.“

Hieraus geht hervor, dass die Längsverbindungen der Segmente oder sarcous elements als Teile der Fibrillen betrachtet werden, wie dies auch aus den Abbildungen hervorgeht, und dass der Autor — mit Recht — eine ähnliche organische Verknüpfung in der Querrichtung vermutete.

Hierauf bespricht Bowman den Scheibenzerfall nach Alkoholbehandlung [1]) und fährt dann fort (pag. 470):

„Aus allem, was bisher vorgebracht wurde, folgt mit Klarheit, dass die Vorstellung einer Zusammensetzung der Bündel aus Fibrillen eine beträchtliche Einschränkung verlangt. Allerdings lassen sie sich im allgemeinen in Fibrillen zerspalten, aber in anderen Fällen führt ihre natürliche Spaltung zu Scheiben, und auf alle Fälle existieren diese Scheiben ganz ebenso unzweifelhaft, wie die Fibrillen selber."

Welcher Art die schon berührte Querverbindung der Fibrillen sein mag, darüber hat Bowman keine Erfahrung, doch nimmt er nicht eine Kittsubstanz an, sondern eine Vereinigung durch Bestandteile der Struktur, wie daraus hervorgeht, dass seiner Meinung nach die Isolation der Fibrillen nur durch unnatürliche Verstümmelung einiger Teile ihrer Oberfläche möglich ist („an unnatural mutilation of some parts of its surface"). Offenbar hat Bowman an Querfäden oder etwas dem Ähnliches gedacht. Die Fibrillen werden im übrigen varikös vorgestellt und einem Glasfädchen mit kugligen Anschwellungen verglichen, wobei die Anschwellungen den Segmenten oder sarcous elements entsprechen; das schliessliche Resultat ist: Fibrillen und Scheiben existieren alle beide gleicher Weise in dem unverletzten Organ.

Bowman hat späterhin neue Beobachtungen über Muskelstruktur nicht mehr gemacht, wohl aber hat er mehrere Bearbeitungen der Histologie des Muskels in Lehrbüchern gegeben. Hier zeigt es sich nun wieder, dass es oft das Wort ist, welches sich die Herrschaft über die Sachen anmasst. Die Bezeichnung „sarcous element" kommt in der Originalabhandlung erst ganz zum Schluss, in dem Résumé, zum Vorschein; später (1845) rückt dieser Begriff in das Centrum der Darstellung. In dem Primitivbündel existieren nunmehr weder Fibrillen noch auch Scheiben, sondern dasselbe ist eine Masse, in welcher die Anlage zu beiden steckt mit der Tendenz der Spaltbarkeit in der Längs- und in der Querrichtung. Die sarcous elements sind im Muskel einfach der Länge und der Quere nach nebeneinander gesetzt; die so richtigen Beobachtungen über Längsverbindungen dieser Teile kommen nicht mehr zum Vorschein; wenn die Faser entlang allen möglichen Spaltungsrichtungen zerfiele, so würde man die Elementarteile, die sarcous elements, erhalten, durch deren Vereinigung die Masse der Faser entsteht.

Diese durch falsche Schematisierung zu stande gekommene Hypothese hat sich nun durch die Litteratur hindurch weit verbreitet, weil sie ein anschauliches Bild gab, welches den Gegenstand in erschöpfender Weise zur Darstellung zu bringen schien. Einiges sei erlaubt zu erwähnen.

---

1) Es sind die Streifen Q, welche sich nach Alkoholhärtung unter Umständen in Scheibenform isolieren (Rollet).

Remak (1843) und Leydig (1857) hielten die Fibrillen für Kunstprodukte; letzterer glaubt, dass die „primitiven Fleischteilchen bald mehr nach der Länge, bald mehr in die Quere miteinander verbunden sind und demnach beim Zerfallen eines Muskelstückchens in linearen (Fibrillen) oder in scheibenförmigen Figuren bei einander klebend gesehen werden". Haeckel ([46] 1857, pag. 492 f.) führt aus, dass die sarcous elements und nicht die Fibrillen die eigentlichen Elemente des Muskels seien. Wenn man durch bestimmte Mittel die Fibrillen leicht erhalten könne, so könne man die discs ebenso leicht durch Einwirkung verdünnter Säuren erhalten[1]). Es sei wohl am natürlichsten, die primitiven Fleischteilchen von Bowman als Muskelelemente aufzufassen etc. Man müsse zwei verschiedene „Bindemassen" in der Längs- und in der Querrichtung des Muskels annehmen, welche die Fleischteilchen einerseits zu Fibrillen, andererseits zu Scheiben verbinden. Löst man durch das eine Reagens das Querbindemittel, so erhält man Fibrillen, löst man durch das andere Reagens das Längsbindemittel, so erhält man Scheiben. Da erst haben wir die Lehre vom Längs- und Querbindemittel, welche also nicht von Bowman stammt. Auch Reiser (1860), ein Schüler Freys, hat diese Lehre vertreten und sicher haben viele gleichzeitig und später eben diese oder eine ähnliche Anschauung von der Muskelstruktur gehabt (z. B. Munk, Margo).

Fürs Nächste genügt eine kurze Widerlegung der zum Schema umgewandelten Lehre Bowmans. Eine ganze Reihe von Autoren hat sich sogleich dagegen erklärt (z. B. Henle, von Koelliker u. a.) und geltend gemacht, dass der Scheibenzerfall nach Alkoholbehandlung eine sehr seltene Erscheinung sei, während Fibrillen jederzeit aus dem Muskel erhalten werden können; also könne der Scheibenzerfall für die Muskelstruktur auch nicht die gleiche Bedeutung haben wie der Zerfall in Fibrillen. Wenn Haeckel meint, dass die Scheiben sich ebenso jederzeit isolieren lassen, so ist dies ein Irrtum, denn seine Resultate beziehen sich gar nicht auf das von Bowman beschriebene Phänomen der Spaltung oder des Bruches der Muskelsubstanz, sondern er erhielt eine teilweise Auflösung derselben durch Behandlung mit Säuren, wobei der Streifen Q zu Grunde geht, die Zwischenscheibe (Z) aber mit den nächst anhangenden Teilen der Umgebung erhalten bleibt. Über diese Verhältnisse hat Rollet (1885) in klarer Weise berichtet. Für die Beurteilung der blossen morphologischen Struktur des Muskels ist aber natürlich die Thatsache irrelevant, dass der eine Streifen (Q) wegen besonderer chemischer oder physi-

1) Es hat sich herausgestellt, dass die durch Salzsäure z. B. erhaltenen discs andere sind als die von Bowman nach Alkoholhärtung beobachteten.

kalischer Eigentümlichkeiten in gewissen Säuren zur Lösung oder zur Verquellung zu bringen ist, während das Übrige in Scheibenform sich erhält. Dagegen wäre es eine Thatsache von grundlegender Bedeutung, wenn nach blosser Alkoholbehandlung, Fällung des Eiweisses durch Wasserentziehung, die Spaltbarkeit der Muskelsubstanz in querer Richtung ebenso gross wäre als in der Längsrichtung. Dies ist aber nicht der Fall: „Bei der Behandlung mit Reagentien tritt der Zerfall in Fibrillen im allgemeinen häufiger und schneller ein als der Zerfall in discs;" dies haben ausgedehnte Untersuchungsreihen unwiderleglich bewiesen (Sachs). Ja betrachtet man die Sache recht, so ist in querer Richtung überhaupt keine Spaltung, sondern nur ein Bruch möglich (Rouget). Die Art der Zertrennung ist eben in beiden Richtungen gar nicht die gleiche, sondern eine in qualitativer Beziehung ganz verschiedene. Den Bruch in querer Richtung erhält man auch nur innerhalb ganz bestimmter Querzonen (Rollet), also nicht von jeder Stelle aus, während die Zerfaserung in Fibrillen von jedem Punkte des Querschnittes ausgehend möglich ist. Es ist also gewisslich nicht wahr, dass die primitiven Fleischteilchen in der Dicke und in der Länge des Primitivbündels im Prinzip gleich angeordnet sind, denn die natürliche Faserung verläuft allein in der Längenrichtung. Hierfür ist auch überzeugend, dass am frischen, lebenden Muskel wohl eine Spaltung in der Länge, nicht aber eine solche in der Quere möglich ist (von Koelliker, (1850). Beim frischen Muskel giebt es der Quere nach nur solche Kontinuitätstrennungen, die Zerreissungen sind.

(5b.) Die Bowmansche Theorie hat in ihren Umwandlungsformen schliesslich zu der Behauptung geführt, dass nur die sarcous elements im Muskel fest, das übrige flüssig sei. Diese Meinungen gehen, wie ich glaube, im letzten Grunde zurück auf die berühmte Arbeit Brückes über das Verhalten der Muskelfasern im polarisierten Lichte und beruhen zum Teil auf einer missverständlichen Auffassung der Brückeschen Auslassungen. Brücke wies bekanntlich nach, dass die sarcous elements doppeltbrechend (anisotrop) sind; da aber gemeinhin nur feste Körper doppeltbrechende Eigenschaften besitzen, für den Fall wenigstens, dass sie die Polarisationsebene nicht drehen, was gerade für den Muskel zutrifft, so schloss Brücke hieraus, nicht etwa dass die sarcous elements fest sind im Sinne der Starrheit und Unveränderlichkeit, sondern dass sie aus kleinsten krystallinischen doppeltbrechenden Teilchen („Disdiaklasten") bestehen, welche in eine formveränderliche einfach brechende (isotrope) Grundsubstanz eingebettet sind; nur auf diese Weise meinte er jenen spontanen Formwechsel der primitiven Fleischteilchen erklären zu können, den er

bei absterbenden Muskelfasern beobachtet hatte[1]). Brücke schliesst, „dass diese sarcous elements nicht schon im lebenden Muskel als feste Stücke von unveränderlicher Masse existieren, sondern Gruppen von Molekülen sind, die während des Absterbens gleichsam in verschiedenartig formierten Kolonnen aufmarschieren".

Bei den Nachfolgenden scheinen nun die Brückeschen Äusserungen nicht so ganz scharf und genau aufgefasst worden zu sein. Man behielt wohl aus der Thatsache der Doppeltbrechung der Fleischteilchen den allgemeinen Eindruck zurück, dass ihre Masse fest, und mit einer Verwechselung: dass sie starr sei. Dies führte naturgemäss zu dem Schluss auf die Flüssigkeit der übrigen Masse des Muskels. Denn man sah nicht ein, wie auf andere Weise die Formänderung des Organes bei der Kontraktion mechanisch möglich sein sollte.

Gerade in diesem Sinne war es, dass Kühne sich auf Brücke stützen zu können glaubte, wenn er behauptet, die kontraktile Masse sei flüssig. Brücke äussert sich aber wörtlich: „Man hat mir nachgesagt, ich halte den ganzen Inhalt des lebenden Muskels für flüssig. Ich habe das nicht behauptet . . ." ([11] pag. 9). Ja in einer späteren Arbeit („Die Elementarorganismen") hat er sich sogar gegen die Flüssigkeit des durch seine „Strömungserscheinungen" wohlbekannten kontraktilen Protoplasmas gewisser Pflanzenzellen ausgesprochen. Trotz alles dessen muss zugegeben werden, dass sich Brücke in der Arbeit über den Muskel in betreff des Aggregatszustandes in einer Weise ausgedrückt hat, welche fast mit Notwendigkeit zu Irrtümern führen musste ([11] pag. 9):

„Der Aggregatszustand des lebenden Muskels ist ein Geheimnis eigentümlicher Art" (pag. 10). „Selbst wenn die Cylinder (— Muskelprimitivbündel — der Ref.) aus einer ganz weichen zitternden Gallerte bestünden, die aber doch in kleinen Massen dem Einfluss der eigenen Schwere gegenüber noch ihre Gestalt bewahrte, so würden sie mehr Widerstand darbieten (als der Muskel thatsächlich zeigt — der Ref.); denn ein erschlaffter kleiner Muskel bewahrt dem Einfluss der eigenen Schwere gegenüber seine Gestalt sehr unvollkommen, wie man dies an jedem leeren Froschherzen während der Diastole sehen kann."

Also da soll der erschlaffte Muskel gegenüber dem Einfluss der Schwere weniger widerstandsfähig sein als selbst kleine Teilchen, die man von einer zitternden Gallerte genommen hat! Und das sagt ein hochintelligenter Gelehrter, der Jahre lang an einer Kunstakademie über plastische Anatomie und somit auch über das doch wesentlich durch die Muskulatur bedingte konstante Oberflächenrelief des menschlichen Körpers unterrichtet hat! Man sollte es in der That kaum für möglich halten. Brücke sieht ferner sofort ein, dass ein Gegner, der für den Muskel den festen Aggregatszustand in Anspruch nimmt, mit Wahrscheinlichkeit sofort die elastischen

[1]) Gemeint sind hier wechselnde Zustände der Zusammenziehung.

Eigenschaften desselben ins Feld führen würde. Aber Brücke hilft sich damit, dass bei allen Untersuchungen über Muskelelastizität das Sarkolemm und das interstitielle Bindegewebe bisher nicht in Anrechnung gebracht worden wären, daher die Resultate nicht allein auf die eigentliche Substanz der Muskelprimitivbündel übertragen werden könnten. Nun weiss jeder, dass der thätige Muskel zu allen Zeiten mit einem sich zusammenziehenden Gummifaden (bezw. einer Spiralfeder nach Schwann) verglichen worden ist; wenn mithin die wesentlichen elastischen Eigenschaften des Muskels so beschaffen sind, dass auf den Nervenreiz hin eine plötzliche Änderung derselben in der Art erfolgt, dass der Muskel sich zusammenzieht, wobei er Arbeit zu leisten vermag, so können doch wahrlich diese elastischen Eigenschaften nicht auf das Sarkolemm und auf das Bindegewebe bezogen werden. Die ganze Besprechung des Aggregatszustandes läuft im übrigen bei Brücke schliesslich darauf hinaus, dass er kein bestimmtes Urteil abgiebt. Aber meiner Meinung nach lässt er dabei doch deutlich durchblicken, dass er seinerseits den Muskel für ein bis jetzt unkontrollierbares Gemenge fester und flüssiger Substanzen hält.

Was Kühne anlangt ([71] 1859, pag. 815), so schloss er speziell aus der Wellenbewegung der Muskelsubstanz bei der Kontraktion, dass sie flüssig sei. Es gäbe keinen festen Körper von den elastischen Eigenschaften der kontraktilen Substanz (vergl. vorstehend Brücke); es sei leicht nachzuweisen, dass letztere in den beiden wesentlichen Punkten, hinsichtlich der vollkommenen Beweglichkeit ihrer Teilchen und auf Grund derselben auch hinsichtlich der Beeinflussung durch die Schwerewirkung (vergl. vorstehend Brücke) sich wie ein flüssiger Körper verhalte (pag. 816). Die Möglichkeit der Mischung der kontraktilen Substanz mit verdünnten Salzlösungen gewähre ferner eine Garantie für die flüssige Natur derselben. — Diese seine Anschauung hat Kühne verschiedene Male verteidigt; später, durch die Logik der Thatsachen in die Enge getrieben, kam er soweit, dass er wohl oder übel die Kontraktilität der Fibrillen der Flügelmuskulatur ableugnete, „trotz Doppeltbrechung und Querstreifung“ ([72] 1862, pag. 32 Anm.), obwohl ja nach der Aussage vieler Autoren die Zusammenziehungen dieser Fibrillen direkt unter dem Mikroskop beobachtet werden können. Kühne hat allerdings einmal ([73] 1863) aus den Bewegungen eines kleinen innerhalb des Sarkolemms in die Muskelsubstanz eingeschlossenen Wurmes und den dabei beobachteten Folgeerscheinungen direkt auf jene vollkommene Beweglichkeit der kontraktilen Materie zu schliessen versucht; wer aber die Darstellung des Autors aufmerksam liest, dem wird sofort klar, dass die beschriebenen Erscheinungen[1]) nur in einer

[1]) Man konnte beobachten, „wie das Tier während der Bewegung in der Achse der

fest orientierten Masse möglich sind (hierzu vergl. Henle [50], pag. 24, Engelmann [35], pag. 544 ff. und auch Eberth [23]).

Ferner bedarf die oben mitgeteilte Behauptung von Kühne, dass man die kontraktile Materie mit Salzlösungen mischen könne, noch der Aufklärung; diese Aussage bezieht sich offenbar lediglich auf das durch vollständige Zertrümmerung der Muskelsubstanz gewonnene sogen. Muskelplasma. Zur Herstellung desselben bedarf es gewaltsamer Mittel, entweder einer „kräftigen Presse" (1859) oder man muss ([74] 1864) die gefrorenen Muskeln in der Kälte zerreiben; der gewonnene „Muskelschnee" liefert beim Auftauen das Plasma.

Schliesslich muss erwähnt werden, dass Cohnheim (1865) die Auffassung Kühnes teilt, somit glaubt, dass zwischen die sarcous elements in der Längs- und in der Querrichtung des Muskels Flüssigkeit eingeschoben sei.

Gegen die Annahme der Flüssigkeit der Muskelsubstanz haben sich viele bedeutende Forscher ausgesprochen, so von Koelliker ([60] pag. 203; [61] pag. 293; [63] pag. 378), Henle ([49] pag. 48; [50] pag. 21), Hensen ([51] pag. 10), Engelmann ([35] pag. 544), Rollet, Pflüger (Die allgemeinen Lebenserscheinungen", Rektoratsrede, Bonn, 1889, Verlag von E. Strauss). Ich will die wesentlichsten Gegenbeweise wie folgt zusammenfassen:

1. Die regelmässige Anordnung der Querstreifen wie überhaupt die komplizierte Architektur des Muskels ist besonders bei der nachgewiesenermassen bedeutenden Widerstandsfähigkeit derselben in einer Flüssigkeit unmöglich.

2. Bei Zerreissung des Sarkolemms oder bei Zerspaltung der Faser mit Einreissen der Muskelsäulchen tritt doch keinerlei Muskelsubstanz in die umgebende Flüssigkeit aus (Sachs 1872). Das Kühnesche Muskelplasma ist ein Kunstprodukt. Man schneide aus einem Froschmuskel ein grosses Stück heraus, lege es auf einen Objektträger und versuche mit der Flachseite eines Skalpells Flüssigkeit aus dem Muskel gewaltsam herauszudrücken: man wird nur minimale Mengen von Feuchtigkeit erhalten, während die Muskelsubstanz selbst einen kautschukartigen Widerstand leistet. Wenn Kühnes Anschauungen richtig wären, so müsste man aus

---

Faser die Querstreifen mit der grössten Leichtigkeit durchbrach, welche sich hinter dem Schwanzende sofort wieder schlossen". „Bei geradliniger Bewegung des Tieres in der Achse der Muskelfaser bewegten sich die Querstreifen dagegen wie die Haare einer Bürste, über welche man mit einem festen Körper leicht hinüberfährt." Diese Erscheinungen beweisen entgegen Kühne direkt, dass in dieser angeblichen „Flüssigkeit" nach mechanischen Insulten sich die vorherige Ordnung der kleinsten Teilchen von selbst wieder herstellt und dass daher ein fester Verband derselben de facto vorhanden ist.



Gefrierquerschnitten beim Auftauen Scheiben oder wenigstens Fleischteilchen isolieren können, was aber nicht möglich ist (Engelmann [27] pag. 55).

3. Wenn ein galvanischer Strom durch die Muskelfaser hindurchgeschickt wird, so zieht sie sich zusammen, im Fall der Strom längelang durch die Faser geht; sie wird nicht erregt, sofern der Strom der Quere nach hindurchfliesst. Mithin muss in der Faser eine wahre Struktur in der Art vorhanden sein, dass beim Fortschreiten durch die Dicke der Faser die Aufeinanderfolge der Strukturteile eine andere ist, wie beim Fortschreiten durch die Länge der Faser. Mit anderen Worten: in Rücksicht auf den Längs- und Querschnitt betrachtet, müssen qualitative Unterschiede der Anordnung der erregbaren Teilchen bestehen, was in einer Flüssigkeit nicht möglich ist. [Diese Ausführungen im Sinne Pflügers].

4. Ein wesentlicher Punkt ist die enorme Festigkeit des Muskels, welcher beim Menschen die grössten Lasten mit Leichtigkeit zu tragen vermag. Es ist keine Anordnung flüssiger Teile unter analogen Bedingungen in der Art denkbar, dass sie, wie beim Menschen im Falle der Erregung der Muskelsubstanz, einem Gewicht von ca. 10 Kilo auf den Quadrat-Centimeter des Querschnittes das Gegengewicht zu halten vermöchte.

5. Die Muskelsubstanz wird bei der Kontraktion, wenn erhebliche Widerstände zu überwinden sind, durch Spannung hart und uneindrückbar, was bei einer Flüssigkeit unerklärlich wäre.

6. Da die Muskelsubstanz rund 75 % Wasser enthält, trotzdem aber, wie das Protoplasma selbst, mit Wasser nicht mischbar ist, so erhellt, dass nur eine feste Organisation der Muskelsubstanz in Betracht kommen kann, innerhalb deren jene 75 % grösstenteils in chemisch gebundener Form vorhanden sein müssen.

7. Es lässt sich unter Zugrundelegung der physiologischen Erfahrungen über Arbeitsleistung des Muskels nach physikalischen Prinzipien exakt beweisen, dass der Muskel keine thermodynamische Maschine sein kann, d. h. er ist nicht einer Maschine zu vergleichen, bei welcher chemische Spannkraft in Wärme, Wärme in Arbeit verwandelt wird, analog der Dampfmaschine. Es ist nämlich der Nutzeffekt bei weitem grösser als bei jeder thermodynamischen Maschine. Daher kann im Muskel die Anordnung nur so sein, dass die chemischen Anziehungskräfte in direkter Weise für die mechanische Arbeit verwertet werden. Ist dies aber der Fall, dann müssen jene kleinsten Teile, welche dem Chemismus und der Kontraktion zu Grunde liegen, von vornherein schon in der Richtung der Zusammenziehung geordnet sein. Dies ist in einer Flüssigkeit nicht möglich. Vielmehr

enthält diese Schlussfolge a priori den Beweis der Fibrillärstruktur, welcher somit auch ohne alle Mikroskopie lediglich auf Grund chemischer und physikalischer Daten erbracht werden kann. (Vergl. Ad. Fick, Mechanische Arbeit und Wärmeentwickelung bei der Muskelthätigkeit. Leipzig. F. A. Brockhaus. 1882. pag. 153 ff.; ferner siehe auch: Henle [49] pag. 46 ff.)

Die Frage nach dem Aggregatszustande lässt an sich die Frage nach der Konsistenz des Muskels ganz unberührt. Bei einem Wassergehalt von 75 % ist der Muskel in erschlafftem Zustande naturgemäss weich. Der grösste Teil jenes Wassers gehört, wie schon erwähnt, gewiss als integrierender Bestandteil zum Protoplasma, wäre also chemisch gebunden. Rücksichtlich seiner Konsistenz könnte der erschlaffte Muskel allenfalls mit einer Leimgallerte von gleichem Wassergehalt verglichen werden, welche bei Zimmertemperatur immerhin noch einen so hohen Grad von Kohäsion besitzen würde, dass sie sich gut aus der Form müsste stürzen lassen.

(5c.) Hier möchte ich einen kurzen Bericht über die Anschauungen, welche Engelmann in seiner ersten Muskelarbeit ([27], Teil I, 1873) niedergelegt hat, einschalten. Der Verfasser ist später ein eifriger Verfechter der Fibrillenlehre gewesen, stand aber zunächst noch unter dem Einfluss Bowmans und zwar auf folgende Weise. Er beobachtete, dass bei ganz frischen Muskeln die einzelnen Querstreifen der Faser, die er schon in grosser Vollständigkeit unterschied (ZENIQQhQINEZ), in sich durchaus homogen sein konnten, und schloss daraus, dass zwischen den Fibrillen eine isotrope Zwischensubstanz nicht in merkbarer Menge vorhanden sei. Die Zerklüftung der Muskelsubstanz der Länge nach tritt nach seiner Angabe erst mit dem Absterben ein und zwar schon ehebevor die Reizbarkeit und das Leitungsvermögen erlischt. Offenbar galt ihm damals die Aneinanderreihung der Teilchen in der queren Richtung im Grunde genommen für ebenso natürlich, wie die Aneinanderreihung in der Längsrichtung und so kommt er zu folgender Zusammenfassung seiner Resultate (pag. 68).

„Die normale ruhende quergestreifte Muskelsubstanz ist ein regelmässig gebauter Apparat gequollener Teilchen (Scheibenelemente), welche in der Längsrichtung der Faser durch Kohäsion, bezüglich Adhäsion, zu etwa 0,001 mm dicken prismatischen Fibrillen, in der Querrichtung durch Adhäsion zu im allgemeinen planparallelen Scheiben verbunden sind. Innerhalb jeder Fibrille wechseln Elemente von verschiedener physikalischer und chemischer Beschaffenheit in gesetzmässiger Wiederkehr mit einander ab (Ursache der Querstreifung); innerhalb jeder einzelnen Scheibe sind die Elemente gleichartig. Eine flüssige Zwischensubstanz zwischen den einzelnen Elementen existiert in völlig normalem Zustande nicht in nachweisbarer Menge."

In dieser Anschauungsweise kann ich nur eine verfeinerte Wiederholung der alten Bowmanschen Lehre erkennen, obwohl in der Schrift

selbst eine deutliche Hinneigung zur Annahme einer wirklichen Präexistenz und zur Betonung der besonderen Bedeutung der Fibrillen schon hervortritt.

Ich möchte noch hinzufügen, dass unter modernen Öllinsen wohl schwerlich die Querscheiben lebender Muskeln sich total homogen zeigen werden. Die sarkoplasmatischen Längsdurchgänge zwischen den Säulchen, welche bei hohem Fokusstande als dunkle Linien imponieren können, sind in neuerer Zeit zu häufig schon im Leben beobachtet worden. Ausserdem ist dies gar nicht massgebend, dass es gelingt oder „glückt" einen solchen homogenen Zustand der Querscheiben zu beobachten, sondern das ist massgebend, dass bei völlig lebensfähigem, intaktem Zustande der Objekte die Fibrillierung in vielen Fällen wahrgenommen werden kann, und man darf nicht etwa auf Grund anderweitiger negativer Erfahrungen schliessen, dass, wenn man etwas von der Längsstreifung sieht, der natürliche Zustand bereits eine Alteration erlitt. Vielmehr wechselt die Sichtbarkeit lebendiger Strukturen von Fall zu Fall auf Grund geringer Abänderungen der Brechungsindices, die auf persönlichen Zuständen der untersuchten Individuen beruhen; so sind z. B. in der Epidermis des Tritonlarvenschwanzes die frühen Knäuelstadien der Mitose im Leben gewöhnlich total unsichtbar, während dazwischen doch immer Individuen vorkommen, bei denen schon sehr enge Spireme mit schönster Deutlichkeit hervortreten und so die Möglichkeit der Beobachtung der lebenden Mitose vom ersten Anfang an zulassen.

(5d.) War bisher vielfach von Physiologen die Rede, so kommen wir nun zu einer Gruppe von Mikroskopikern, welche die Fibrillierung des Muskels auf Grund zum Teil weitschichtiger histologischer Untersuchungen leugnen; dies sind Carnoy, Melland, Marshall, van Gehuchten, Ramón y Cajal. Diese Autoren haben die folgenden Thesen gemeinsam: a) dass der Muskel dieselbe Struktur haben müsse, wie das gewöhnliche Protoplasma der Zellen und dass daher im Muskel ein protoplasmatisches Retikulum vorhanden sein müsse; b) dass das von Rollet sog. Sarkoplasma das Wesentliche im Muskel sei; dieses bilde ein regelmässiges Retikulum von Längs- und Querfäden, die ersteren der Lage nach entsprechend den interkolumnären Räumen, die letzteren in Form querer Durchzüge auf der Höhe von Z (vergl. Fig. 11); c) dass die Querstreifung, d. h. der Wechsel dunkler und heller Querzonen nichts wie blosser Schein sei; d) dass die Fibrillen der Autoren Kunstprodukte sind.

Da die positiven Ergebnisse dieser Untersucher das Sarkoplasma betreffen, muss ich die Besprechung dieser Reihe zum Teil auf das betreffende Kapitel verschieben. Hier ist uns vorläufig nur ihre negative Kritik, so weit sie die Fibrillierung betrifft, von näherem Interesse; um aber

keine Zweifel aufkommen zu lassen, erinnere ich daran, dass die Hypothesen dieser sämtlichen Autoren an den „Thoraxfibrillen" zu Fall kommen (v. Koelliker), da diese im Leben sich isolieren lassen und ihre Kontraktilität mit Leichtigkeit festgestellt werden kann. Die Lehre dieser Autoren enthält übrigens ungezählte Widersprüche, welche weder jetzt noch später nötig ist, ausführlich darzustellen. Die zureichenden Gegenbeweise ergeben sich von selbst aus den folgenden positiven Angaben über Fibrillen und Sarkoplasma, daher ich hier nur einige wenige Einwände im voraus zusammenstelle.

Nach van Gehuchten, in dessen Arbeiten ein Leitmotiv Carnoys näher ausgeführt wird, befindet sich zwischen den Maschen des Retikulums ein enchylème myosique, eine doppelt brechende Flüssigkeit, welche unter Anwendung fixierender Reagentien sich auf die Längsfäden des Retikulums niederschlägt. Diese letzteren samt den aufgelagerten Myosinniederschlägen bilden die Fibrillen der Autoren, welche somit teils Natur, teils Kunstprodukt sind. Hierauf ist zu entgegnen, dass es eine doppeltbrechende Flüssigkeit mit bestimmter optischer Achse nicht giebt; jene Flüssigkeit müsste die Polarisationsebene drehen, was nicht der Fall ist (Merkel).

Melland und Marshall, zwei befreundete Forscher, geben zusammengehörige Untersuchungen; sie nehmen neben dem Retikulum eine doppelt brechende Grundmasse im Muskel an. Da diese im Verhältnis zu den feinen angeblich kontraktilen Längsfäden an Menge bedeutend überwiegt, so begreift man zunächst nicht, warum in mechanischer Beziehung dem Muskel eine so enorme Menge Ballast beigegeben ist, die zu grossen inneren Widerständen bei der Kontraktion führen müsste. Bei der Fixierung soll die Grundmasse gerinnen und entsprechend der vorgebildeten Trace der Längs- und Querfäden macht sich dann unter Umständen die Spaltung in Fibrillen oder discs. Hierbei begreift man dann wiederum nicht, warum die an Mächtigkeit überragende Grundmasse, welche bei der Gerinnung die Längs- und Querfäden gleichsam umschmelzen müsste, bezüglich ihrer Spaltbarkeit den eingeschlossenen Fädchen folgen sollte. Unerklärt bleibt auch die Cohnheimsche Felderung, welche nachgewiesenermassen (Retzius, Rollet, Schäfer u. a.) thatsächlich auf jedem Horizonte des fixierten Primitivbündels erhalten wird.

Nach Ramón y Cajal entstehen die Muskelsäulchen der Autoren durch Koagulation; da er nun sehr richtig die Fibrillen (oder Säulchen) der gewöhnlichen Muskeln parallelisiert mit den in lebendem Zustande isolierbaren Fibrillen (oder Säulchen) der Flügelmuskulatur, so muss er schliessen, dass auch diese im Augenblicke der Isolation durch Koagulation entstehen; letztere tritt demnach angeblich schon durch die blosse Berührung mit der

Luft ein (!), auch wenn keinerlei eventuell schädigende Zusatzflüssigkeiten benützt wurden (pag. 264). Dies erinnert an frühere ähnliche Aufstellungen von Krause ([69], pag. 28; 1869). Wie leicht hätte sich Ramón von der Kontraktilität der „Thoraxfibrillen" überzeugen können; das hat er aber nicht gethan.

(6a.) Es wurde schon darauf aufmerksam gemacht, dass auf Grund allgemeiner physiologischer und anatomischer Erfahrungen ein fibrillärer Bau des Primitivbündels als notwendiges Erfordernis gelten muss. Und so hat auch die Lehre von der Fibrillärstruktur von Anfang an in den weitesten Kreisen Anklang und Beifall gefunden, insbesondere bei den Anatomen, weil diese die tägliche Erfahrung für sich hatten.

Nachdem Schwann die bereits alte Lehre von neuem wissenschaftlich begründet hatte, fand sie zunächst eine thätige zum Teil sehr eifrige Vertretung durch die Schriften von Valentin und Henle, später besonders durch von Koelliker (von 1850 an) und Rollet (1857), darauf in den 60er und 70er Jahren durch Rouget, Wagener, Th. W. Engelmann, Sachs, Arndt, Merkel und neuestens durch Eimer, Rollet, von Koelliker und Retzius.

Wir wollen nun aus der Litteratur und nach eigener Anschauung hier die Beweisstücke zusammentragen und besprechen erst die Längsansicht des Primitivbündels, bezw. die Möglichkeit der Isolation der Fibrillen, um später dann zur Diskussion des Querschnittsbildes überzugehen.

Da die Fibrillen von ihren Widersachern als Kunstprodukte bezeichnet werden, da ihnen, um den üblichen Terminus zu gebrauchen, die „Präexistenz" abgesprochen wird, so muss es sich zunächst darum handeln, ob man sie im lebenden Geschöpfe beobachten oder sie vom lebenden kontraktionsfähigen Muskel abzuspalten imstande ist. Dies letztere ist mehrfach in Zweifel gezogen worden (Cohnheim, 1865, pag. 617; van Gehuchten [44a], pag. 315, sowie überhaupt die Anhänger der Hypothese von der Flüssigkeit der kontraktilen Materie), und so wird es sich verlohnen, eine kritische Umschau bezüglich dieses Punktes zu halten. Allerdings geben wir uns dann sehr viel Mühe, denn das onus probandi kommt eigentlich denen zu, die die Fibrillen leugnen, wie Schäfer ([121], pag. 16 f.) sehr richtig bemerkt, weil nämlich die totenstarren oder fixierten Primitivbündel sich ohne Zweifel in Fibrillen spalten lassen und nicht einzusehen ist, woher die Spaltung rühren soll, wenn sie nicht im Leben vorgebildet ist.

Noch müssen wir, bevor wir in die Diskussion eintreten, eine genauere Unterscheidung zwischen Säulchen und Fibrillen machen. Die Säulchen

sind Fibrillenbündel von, wie sich herausgestellt hat, sehr verschiedener Dicke und sehr verschiedener Querschnittsform. Es wird sich nun eben fragen, was man am frischen Präparat für ein Muskelsäulchen, was für eine Fibrille zu halten hat; dies ist eine keineswegs einfache Frage, da die Säulchen sehr fein sein können und da ohne Zweifel der grösste Teil der im Leben sichtbaren Fibrillierung auf die Säulchen bezogen werden muss. Dies hat Rollet schon sehr richtig hervorgehoben ([110], II. Teil, pag. 26 d. S.). Hier muss nun zugestanden werden, dass wir ein durchgreifendes Unterscheidungsmittel zwischen Fibrillen und Säulchen besonders für den frischen Zustand nicht haben; man kann sich eben nur an die Beurteilung der Kaliberverhältnisse halten, vorausgesetzt, dass man auf diesem Gebiete Erfahrung und Kenntnisse besitzt. Um ein Beispiel anzuführen, haben nach Frédéricq (39) die Muskelsäulchen der Säuger eine Dicke von 1,3 bis 2,5 μ, ebenso beim Frosch eine Dicke von 2,5 μ, und diese lassen sich im fixierten Präparate noch etwa in 3—5 Fibrillen spalten, deren Dicke nicht über 1 μ in die Höhe gehen dürfte. Es würde also die Isolation zweifelloser Säulchen aus frischen Muskeln zwar den faserigen Typus der Organisation beweisen, nicht aber die „Präexistenz“ der Fibrille, welche sich gewöhnlich nur aus dem Säulchen des fixierten Präparates abspalten lässt, und wir dürften nach Obigem im Sinne der Mehrzahl der Autoren ein aus dem lebenden Muskel erhaltenes Fäserchen nur dann als „Fibrille“ ansehen, wenn dessen Durchmesser ein μ nicht übersteigt.

(6 b.) Gehen wir nun auf das vorliegende Material näher ein, so wären zunächst wieder die Flügelmuskeln der Insekten zu erwähnen, welche nach unserem Bericht (pag. 14) auch in überlebendem Zustande leicht in „Fibrillen“ zerfallen; diese dürfen, meint Retzius ([108], pag. 85), nicht zum Beweise herangezogen werden, da sie mit grösster Wahrscheinlichkeit als Säulchen zu gelten haben. Indessen finde ich bei von Koelliker (1888) die Angabe, dass sich hier und dort Fibrillen von 1 μ und darunter isolieren; von diesen nimmt der Autor an, dass sie im unverletzten Muskel zu Säulchen zusammentreten; aber gerade bei den Insekten mit dicken „Thoraxfibrillen“ konnte er eine feinere Zusammensetzung nicht nachweisen. Übrigens sind feine Längsstreifungen an den angeblichen „Fibrillen“ der Flügelmuskulatur noch von mehreren Autoren beobachtet, immer aber auf feine Längsfältelungen der (— nicht vorhandenen — Ref.) äusseren Scheide bezogen werden. Dies Objekt wäre somit schwierig zu beurteilen und ergiebt nicht ohne weiteres ein schlagendes Resultat. Ganz ähnliche Erscheinungen eines „spontanen“ Zerfalls in „Fibrillen“ bei frischen Muskeln berichten fast alle Autoren, die mit Krebsen (Astacus und Palämon) ge-

arbeitet haben, ohne dass die erhaltenen Resultate speziell für unsere Frage verwertbar wären.

Ferner wäre zu erwähnen, dass Keferstein (1859, pag. 548), später von Koelliker (1866) und Krause (1869) aus frisch gefangenen Neunaugen feinste Fibrillen isolierten. Keferstein berichtet: „Die ..... Muskellamellen zerfallen, sowie man sie mit Wasser auf den Objektträger bringt, fast vollständig in die zierlichsten Muskel„fibrillen““. Da hier der Name von Koellikers mitbeteiligt ist, der ja vor allem mit diesen Dingen Bescheid weiss, so habe ich keinerlei Bedenken betreffs dieser Angaben.

Interessant ist eine allerdings streng genommen nicht näher in Betracht kommende Mitteilung von Hensen (1868, pag. 10). Cohnheim hatte die „Präexistenz“ der Fibrillen bezweifelt und deswegen versucht der Autor ihre Isolation aus dem lebenden Froschmuskel. Er erhielt Fäserchen von 2 μ Dicke, welche also nach der herrschenden Auffassung Säulchen sein müssten, und sagt dann über deren Lebenseigenschaften Folgendes aus:

„Die dargestellten Fibrillen zeigen deutlich die Querscheiben, Kontraktionen dagegen wurden an ihnen nicht beobachtet; jedoch sie sind noch nicht totenstarr, denn die geringste Spur eines Zusatzes, sei es Serum oder Speichel oder Salzlösung, lässt sie sogleich zu einem unkenntlichen Knäuel zusammenschnurren, ein Verhalten, welches sie entschieden von totenstarrren Fibrillen unterscheidet“.

Ich führe dies Citat hier nur an, um auf's neue zu zeigen, dass die Muskelstruktur nicht so ungemein leicht verletzlich ist, wie manche wollen.

Wir kommen dann, um die Chronologie aufrecht zu erhalten, zu einer Beobachtung Wageners an der lebenden Corethra-plumicornis-Larve ([136], 1873, pag. 303). Dieser Autor, welcher sehr gut mit Säulchen und Fibrillen Bescheid weiss, versichert, dass er am Kopf des lebenden Geschöpfes die Zusammensetzung der Säulchen aus Fibrillen in situ während der Zusammenziehungen der betreffenden Muskeln habe beobachten können.

Schliesslich hat sich Sachs (1872) grosse Mühe gegeben am fixierten wie am frischen Primitivbündel die Isolation der Fibrillen zu Wege zu bringen. Er glaubt seine Resultate in den Satz zusammenfassen zu können (pag. 260): „die quergestreiften Muskelfasern fast sämtlicher Tiere gestatten schon im frischen Zustande, wo noch keine Gerinnung stattgefunden haben kann, die Abspaltung von Fibrillen“. Damit kommt Sachs zu demselben allgemeinen Schluss wie später von Koelliker: Die Fibrillen der gewöhnlichen Primitivbündel bei Arthropoden und Vertebraten seien zwar viel feiner als bei den Flügelmuskeln der Insekten, liessen sich aber in der Mehrzahl der Fälle aus frischen Muskelfasern beim Zupfen derselben in unschädlichen Medien isolieren.

Ich glaube mithin feststellen zu können, dass ganz allgemein die Isolation von Säulchen aus den lebenden Fasern gelang und dass auch

„Fibrillen“, d. h. Fäserchen von etwa 1 μ Querschnitt und darunter, sowohl im lebenden Tier beobachtet als auch vom Bündel abgespalten wurden. Viel leichter ist es freilich aus totenstarren Muskeln die Fibrillen zu gewinnen (schon Rouget [115], 1863), und dies sollte man auch in den mikroskopischen Kursen immer versuchen lassen.

Noch möchte ich einen Thatsachenkreis besprechen, welcher geeignet ist, die Präformation der Fibrillärstruktur zu erweisen. Ich meine die häufig zu beobachtende Parallelverschiebung der Fibrillen gegeneinander; mit dieser hat es folgende Bewandtnis: Schon Schwann war 1840 mit den besten Gründen dafür eingetreten, dass die Querstreifung der ganzen Primitivbündel an die Quergliederung der Fibrillen gebunden ist, insofern bei benachbarten Fibrillen entsprechende Glieder auf den gleichen Horizont zu liegen kommen. Aber er beobachtete auch bereits, dass in häufigen Fällen die Querstreifung des Bündels als solche nicht deutlich hervortritt, weil die Fibrillen in der Längenrichtung der Faser im Hin und Her unregelmässig gegen einander verschoben sind. Indem nunmehr die Glieder der Fibrillen einander nicht mehr genau entsprechen, sieht die Faser, wie Schwann sich ausdrückt, im ganzen punktiert aus; diese Erscheinung kann nur auf eine unregelmässige Form der Kontraktion der einzelnen Fibrillen beim Absterben zurückgeführt werden und sie beweist, dass die kontraktilen Teilchen in der Längenrichtung der Faser zu linearen vergleichsweise selbständigen Verbänden geordnet sind, die für uns als Fibrillen hervortreten.

Die entsprechenden Bilder sind an unseren modernen Präparaten häufig und in grosser Schönheit zu beobachten, besonders dann, wenn man den lebendigen kontraktionsfähigen Muskel vor der Fixation stark dehnt, etwa in geeigneter Weise auf eine feste Unterlage aufspannt; die Dehnung setzt offenbar einen Reiz, welcher unregelmässige Zusammenziehungen der kontraktilen Masse zur Folge hat, und dann kommen die besprochenen abnormen Bilder der Querstreifung leicht zu stande.

Wagener ([136], pag. 300) hat an der lebendigen Larve von Corethra plumicornis diese gegenseitige Verschiebung von Fibrillen und Fibrillenkomplexen beobachtet. Sie kann auch durch Reagentien zu Stande gebracht werden, wie Rollet berichtet ([109], pag. 68), wenn man nämlich Alkalilauge auf den frischen Muskel einwirken lässt. Diese treibt den Inhalt aus dem Sarkolemm an dem offenen Ende heraus, und man kann dann beobachten, „wie die einzelnen Abteilungen der Fibrillen während sie aus dem Sarkolemm herausgedrängt werden, sich der Länge nach an einander verschieben“.

(6 c.) So schwierig es ist, die Existenz der Fibrillen beim lebenden Muskel nachzuweisen, so leicht ist ihre Isolation bei fixierten und macerierten Präparaten. Als Reagentien wurden unter anderem benutzt: kaltes Wasser (Schwann), Salicylsäure, Chromsäure, Flemmingsche Mischung und vor allem Alkohol. Die Spaltbarkeit ist durch Zupfung beim Säulchen selbst dann nachzuweisen, wenn am ganzen Primitivbündel weder auf Quer- noch auf Längsschnitten etwas von der feineren Fibrillierung zu sehen ist (Retzius).

Charakteristisch ist nun, was über die Art der Spaltbarkeit nach Anwendung fixierender Mittel berichtet wird. Merkel ([88], pag. 649) drückt sich einfach dahin aus, dass die Muskelfibrille als der letzte in der Längsrichtung abspaltbare Teil des Sarkolemmainhaltes anzusehen sei. Der gewiss sehr wohl erfahrene Untersucher überlässt es also dem jeweiligen Erfolge der technischen Bestrebungen zu bestimmen, was man im Einzelfall für die Fibrille halten soll. Hier erhebt sich nun gleich die Frage: wie weit geht denn diese Spaltbarkeit und kommt man durch Spaltung auf histologische Einheiten bestimmter Art, vor allem: erhält man durch Zupfung Fibrillen von irgend einem bestimmbaren, und zwar übereinstimmendem Querdurchmesser, so dass die Fibrillen also gleicher Qualität, gleicher Ordnung sind?

Zu dieser Frage liegen in der Litteratur bereits Äusserungen vor, welche für das Wesen der Fibrillierung des Muskels äusserst kennzeichnend sind. So sagt Hensen ([51], pag. 9).

„Die Säulchen lassen sich sehr leicht parallel ihrer Längsachse in Fibrillen spalten, ihre Spaltbarkeit ist so gross, dass eine Grenze dafür nicht nachzuweisen ist, da die feinsten Fibrillen ausserhalb des Bereiches unseres Wahrnehmungsvermögens liegen."

Ich glaube mich nicht zu täuschen, wenn ich hieraus schliesse, dass Hensen in erster Linie an eine physikalische Spaltbarkeit gedacht hat, deren Grenzen nach der Richtung der Kleinen hin nicht näher bestimmbar sind.

Gehen wir in der Litteratur noch weiter zurück auf den mit Recht viel genannten Aufsatz von Amici, so finden wir dort (pag. 419) folgende Bemerkung über die „Fibrillen" des Lammes, welche übrigens, wie gleich dazugesetzt werden muss, im Sinne der heutigen Terminologie als Säulchen zu bezeichnen wären:

„Bemerkenswert ist die Analogie der Struktur dieser Fibrillen mit der Faser von der sie herrühren. Die Differenz besteht in den blossen Dimensionen des Grossen und des Kleinen, denn die Faser (— Primitivbündel — der Ref.) ist nichts anders als eine Wiederholung der Fibrille mit Zuthat der äusseren Membranhülle."

Das Tertium comparationis ist natürlich das Prinzip des Aufbaues aus feineren faserförmigen Elementarteilen. Müssen wir nun dem Autor

mit Bezug auf die innere Zusammensetzung der Muskelsäulchen (Fibrillen bei Amici) einerseits und der Primitivbündel andererseits ohne weiteres Recht geben, so fragt sich ferner mit Beziehung auf die oben citierten Äusserungen von Hensen und Merkel, ob nicht das, was nach konventioneller Gepflogenheit **heutzutage** als „Fibrille" bezeichnet wird, nicht im feinsten, d. h. im molekularen Aufbau, wiederum dem Strukturprinzipe nach dem Muskelsäulchen, bezw. dem Primitivbündel völlig analog ist (M. Heidenhain, [143]).

Mit Bezug auf die angeregte Frage haben wir guten Grund auch die Schriften Rollets zu konsultieren, der ja soviel Geduld und Vorsicht bei seinen Arbeiten über den Muskel hat walten lassen; wir lesen bei ihm in einer Auseinandersetzung über Alkoholpräparate folgendes ([110], II. Teil, pag. 27 d. S.):

„Die den Fibrillen entsprechende feinere Längsstreifung ist nur bei sehr starken Vergrösserungen und wieder an nicht zu durchsichtig gemachten Muskelfasern, und zwar auch hier wieder mit einem sehr wechselnden Grade von Deutlichkeit zu sehen. Wenn man aber solche Fasern zerzupft um die Fibrillen zu isolieren, so ist das Ergebnis, das man feinste Fäserchen und stärkere Fäserchen, welche den Durchmesser der feinsten Fäserchen um ein Mehrfaches übertreffen und Bündel von Fäserchen von der Dicke der Muskelsäulchen nebeneinander erhält. Man ist aber dann in den seltensten Fällen im stande, die Zusammensetzung dieser stärkeren Fäserchen aus feinsten Fäserchen noch deutlich zu erkennen, ja oft sieht man selbst an den Muskelsäulchen keine auf ihre Zusammensetzung aus Fibrillen hinweisende Längsstreifung. In Bezug auf die Querstreifung verhalten sich aber die der Längsstreifung entbehrenden feineren und gröberen Produkte der Zerfaserung völlig gleich, so dass nur die äusserste Feinheit der Fäserchen das eine Mal und ihre beträchtliche Dicke das andere Mal den Schluss erlaubt, dass die einen wirklich isolierte Fibrillen, die andern dagegen noch in Fibrillen spaltbare Säulchen oder Teilstücke von solchen sein mögen." [Die Sperrung des Druckes ist Zusatz des Ref.]

Diese so ausserordentlich objektive Schilderung von Rollet lässt so recht deutlich die Relativität des Begriffes der Muskelfibrille erkennen. Das ist ja keine Frage, dass die Säulchen in sich längsgefasert sind, denn soviel geht auch schon aus der Untersuchung am lebenden Objekt hervor, wie wir oben gezeigt haben, und in so fern ist die „Fibrille" präexistent, allein ihr histologischer Charakter, ihre angebliche elementare Einheit ist im höchsten Grade fragwürdig. Selbst Rollet kann nur soviel sagen, dass bei der Zerfaserung sehr feine Fäserchen von unterschiedlichem Kaliber erhalten werden und dass man diejenigen unter ihnen, welche feiner sind als andere, wohl als „Fibrillen" nehmen dürfe. Der Autor schränkt sich aber gleich darauf ein (pag. 28), indem er hinzufügt, es sei nur die Präformation der Säulchen streng nachweisbar, die Annahme der Präformation der Fibrillen hingegen müsse sich auf Wahrscheinlichkeitsgründe stützen; hier führt er das bereits Besprochene (Spaltbarkeit etc.)

an und fügt hinzu, die Säulchen seien bei verschiedenen Geschöpfen so verschieden gebildet, dass man die aus fixierten Präparaten abspaltbaren feinsten Fäserchen als die Elementarteile aller Säulchen ansehen müsse, welche dann durch Zusammentritt in verschiedenartiger Zahl und verschiedenartiger Anordnung das morphologisch verschiedene Wesen der Säulchen in den Primitivbündeln verschiedener Tiere ausmachen. Dieser Gedanke ist nun gewiss ganz gut, nur vergisst Rollet, dass er eventuell auch an nichtfibrillären Muskelsäulchen dieselben Beobachtungen bei Zerzupfung würde machen können, wenn das Säulchen beispielsweise eine krystallinische Struktur mit Spaltbarkeit in der Längsrichtung besässe, d. h. ich meine: es wird durch Rollets Argumentation wohl bewiesen, dass die Säulchen aus kleinsten Elementarteilen bestehen, die sämtlich parallel zur Faserrichtung geordnet sind, nicht aber, dass diese Elementarteile histologische Fibrillen, elementare mikroskopische Struktureinheiten von unter sich gleichem, messbarem Kaliber sind. — Ich füge hinzu, dass auch Retzius das histologische Wesen der Muskelfibrille offenbar mit argwöhnischen Augen betrachtet hat, worüber man in seiner letzten überaus wichtigen und mit prachtvollen Abbildungen geschmückten Arbeit nachlesen möge ([108], pag. 85). —

Es ist also eine rein praktische Frage, wenn wir schliesslich auch zu wissen begehren, wie dünn wohl im äussersten Falle die durch Zerfaserung erhaltenen Spaltprodukte der Säulchen sein können; die niedrigsten hierher gehörigen Ziffern habe ich bei Martin gefunden, welcher die Dicke der „fibrillären Einheit" („fibrille-unité") auf 0,2 μ glaubt angeben zu können.

Wer die Litteratur in ihrem vollen Umfange durchgeht, der wird unzweifelhaft gleich mir finden, dass die untere Grenze für das, was man ein Säulchen, oder die obere für das, was man eine „Fibrille" zu nennen habe, bis jetzt weder jemals genauer bestimmt worden ist, noch überhaupt der Natur der Sache nach bestimmbar ist. Deswegen gehen auch in der Litteratur die beiden Bezeichnungen „Säulchen" und „Fibrille" total durcheinander, und von denjenigen Autoren, die der Frage überhaupt näher getreten sind, stimmen auch nicht zwei darin überein, was man eine Fibrille zu nennen habe. Man vergleiche unter anderem auch die Berichte über Säulchen und Fibrillen in der Flügelmuskulatur der Insekten; was der eine so nennt, nennt der andere anders und umgekehrt (vergl. z. B. von Koelliker [64], Ranvier [101], Wagener [138], Biedermann, Krause [69], Schäfer [121]). Damit lassen wir den Gegenstand fallen und werden erst bei Besprechung des Muskelquerschnittes auf die „Relativität" des Fibrillenbegriffes wieder zurückkommen. —



Eine Reihe von Autoren hat an den „Fibrillen" besondere Scheiden oder Hüllen zu erkennen geglaubt. Sie suchte Wagener in seinen früheren Arbeiten auf entwickelungsgeschichtlichem Wege nachzuweisen, ist aber später von seinen erstmaligen Anschauungen wieder vollständig abgekommen. Dönitz ging so weit, zu behaupten (Muskeln der Krebsschere), dass der querstreifige Inhalt der Fibrille innerhalb einer Scheide stecke und in derselben verschiebbar sei. Hier hat offenbar eine Täuschung stattgefunden. Der Autor hat, wie ich denke, an den Fibrillen (oder Säulchen) homogene Stellen gefunden, die dem Merkelschen Übergangsstadium der Kontraktion entsprechen; da er an diesen keine Querstreifung bemerkte, glaubte er, dass eine äussere Hülse oder Scheide vorhanden sei, aus der der querstreifige Inhalt herausfallen könne.

Etwas anderes hat es auf sich mit den „Seitenmembranen", welche nach Sachs, Merkel, van Gehuchten (Flügelmuskeln), Schäfer und in ähnlicher Art bei Krause, neuerdings auch bei Rutherford und M'Dougall die Fibrillen begrenzen sollen. Diese Autoren treffen sich durchgehends darin, dass sie für den als mehr oder weniger flüssig angenommenen Fibrilleninhalt einer äusseren Scheide bedürfen, welche dem Ganzen die wohl begrenzte äussere Form giebt. Die Existenz dieser Seitenmembran ist von den genannten Autoren fast ausschliesslich auf indirektem Wege erschlossen worden, da irgendwie einleuchtende direkte Beobachtungen ja nicht beigebracht werden können; aber es ist ja auch gar keine besondere Hülle nötig, um eine Muskelfibrille in sich zusammenzuhalten, denn sie besteht aus Protoplasma, und Protoplasma ist weder selbst flüssig, noch auch mischbar mit Wasser und besitzt die für eine begrenzte äussere Form erforderliche Festigkeit in sich selbst. Im übrigen haben manche Autoren die protoplasmatischen Septen zwischen den Säulchen fälschlicherweise für Fibrillenscheiden gehalten. Gegen die Seitenmembran erklären sich ebenso bestimmt wie ich folgende Autoren: Ramón y Cajal (pag. 262), Wagener ([138], pag. 521), von Koelliker ([64], pag. 9), Engelmann ([27], pag. 67).

(6 d.) Es ist klar, dass man auf dem Muskelquerschnitt das der Fibrillierung entsprechende Strukturbild finden muss. Obwohl nun der Muskelquerschnitt auch in älterer Zeit viele Male untersucht worden ist, datiert doch das wesentliche Interesse, welches wir an den Querschnittsbildern nehmen, erst seit der Zeit der Cohnheimschen Untersuchung (1865), sodass es erlaubt sein wird an diesen Autor anzuknüpfen.

Cohnheim untersuchte zunächst den Froschmuskel auf Gefrier-Querschnitten in 0,5% NaCl-Lösung oder in Blutserum und fand, dass der gesamte Muskelquerschnitt sich als ein Mosaik erweist, zusammengesetzt

aus 3, 4 oder 5seitigen Flächenelementen, welche ihrerseits durch eine glänzende hellere Substanz von einander getrennt werden. Diese hellere Substanz bildet im ganzen die Form eines Netzes oder besser eines Gitterwerkes, gebildet aus schmalen, hellen Linien, die sich unter allen möglichen Winkeln überschneiden. Die umschlossenen Felder werden gebildet aus einer Materie, die weniger durchsichtig und von mattem Aussehen ist. Die helleren Linien verbreitern sich hier und dort und enthalten an diesen Stellen Kerne. Die gleichen oder ähnlichen Befunde konnten sofort auch bei verschiedenen Säugetieren, Reptilien, Amphibien, Insekten und Crustaceen erhoben worden. Die Deutung anlangend, so gab Cohnheim richtig an, dass die matten Felder den sarcous elements von Bowman entsprechen; die übrige Materie des Muskels hielt er für flüssig, wovon schon oben die Rede war.

Hierauf zeigte von Koelliker (1886, [63]), dass die Felder des Querschnittes genauer genommen von einer bündelweisen Gruppierung der Fibrillen herrühren. Die Bündelchen nannte er Muskelsäulchen (columnae musculares) und zeigte, dass sie in der Längsansicht auf Gefrierschnitten mit Hülfe derselben Mittel zum Vorschein kommen, wie die Felderchen auf dem Querschnitt, dass also, wenn diese natürliche Bildungen sind, auch jene, die Säulchen, vorgebildet sein müssen. Gegenüber einigen modernen Zweiflern mag übrigens hervorgehoben werden, dass die Felder im optischen Querschnitt des lebenden Muskels beobachtet werden können und auch während der Zusammenziehungen keinerlei Veränderungen zeigen (Rollet, [110], Teil II, pag. 24 d. S.).

Es hat sich später gezeigt, dass auch in der älteren Litteratur eine grössere Reihe hierher gehöriger Beobachtungen existieren; ohne auf Einzelheiten einzugehen, möchte ich folgendes erwähnen. Schon Bowman zeichnet das Bild der Cohnheimschen Felderung in der Flachansicht seiner Scheiben und giebt an, dass dies das Querschnittsbild der sarcous elements sei. Ferner finde ich bei Valentin (1842) eine gar nicht üble Abbildung der Muskelsäulchen in der Längsansicht und im Querschnittsbilde (Tafel V, Fig. 77), sowie dazu die folgende Beschreibung (pag. 710):

„Zuweilen dagegen zeigen sich sowohl im frischen als im älteren Zustande, sowohl bei Integrität als bei zufälliger Spaltung der Primitivfasern mehr oder minder vollständige Längszüge oder Längenabteilungen, die gewissermassen untergeordnete Fascikuli absondern und nach welchen auch die Querstreifenbildung mehr oder minder zerfällt (Fig. 77a).“

Es liegen somit schon seit Anfang der 40. Jahre einige zu dem in Rede stehenden Thatsachenkreis gehörige Beobachtungen vor; eine grössere und zwar mehr als gewöhnliche Bedeutung hat erst die treffliche Arbeit von Rouget aus dem Jahre 1863, insoferne in dieser alle wesentlichen Daten, welche die Cohnheimsche Felderung und die Muskel-

säulchen betreffen, in vollkommen klarer und zutreffender Weise besprochen werden. Rouget zieht unter anderem einen hübschen Vergleich zwischen dem Querschnitt des Primitivbündels und dem des ganzen Muskels. Wie der grobe Muskelquerschnitt in Felder verschiedener Ordnung sich sondere und als letztes histologisches Element hier das Primitivbündel ausfindig gemacht werden könne, so zerfalle auch der Querschnitt des Primitivbündels in kleinere Felder und das letzte zu diesen gehörige histologische Element sei die Fibrille. Aus dieser Parallele geht für sich allein schon hervor, dass Rouget den wahren Sachverhalt vollkommen erfasst hatte.

Die weiteren Untersuchungen der Folgezeit haben gelehrt, dass die Form und Anordnung der Cohnheimschen Felder und der ihnen entsprechenden Säulchen sowie auch die Menge des zwischen sie eingeschalteten Sarkoplasmas bei den verschiedenen Muskeln verschiedener Geschöpfe einem ausserordentlichen Wechsel unterworfen ist[1]. (Vergl. hier auch die Figg. 2, 3, 4, 5.) Neue Aufschlüsse verdanken wir in dieser Beziehung in erster Linie Retzius (1881) und Rollet (1885), ferner von Koelliker (1888), sowie denjenigen Autoren, welche neuerdings den Scheibenzerfall nach Säurewirkung und die Flachansicht der Scheiben besprochen haben (vornehmlich van Gehuchten, Melland, Ramón y Cajal). Diesen Angaben habe ich vor kurzem (1899) einige Details hinzufügen können [143]. Da es sich nun hier um mehr als eine blosse Frage der deskriptiven mikroskopischen Morphologie handelt, so sei mir erlaubt, auf den Gegenstand etwas näher einzugehen.

Viel zu wenig Beachtung in der historischen Folge der Muskellitteratur hat die Arbeit von Retzius aus dem Jahre 1881 gefunden, obwohl dort eine Reihe grundlegender Daten zum erstenmal genauer auseinandergesetzt wurde. Unter anderem brachte der Autor Querschnittsbilder der Beinmuskeln von Dytiscus, welche einen durchaus radiären Bau aufweisen (Fig. 2). Es finden sich bei diesem Geschöpfe, wie bei sehr vielen Arthropoden, ein oder mehrere central gelegene Kernsäulen; diese sind in Protoplasmastränge eingebettet, welche in der Richtung der Fibrillierung längelang durch den Muskel hindurchlaufen. Von diesen übrigens altbekannten Kernsäulen gehen einige wenige gröbere radiäre Protoplasmablätter gegen die Peripherie hin; sind mehrere Kernsäulen vorhanden, so sind diese

[1] Hierher sowie zu dem Kapitel über Sarkoplasma gehören auch die vielen Arbeiten über protoplasmaarme und protoplasmareiche, helle und trübe, rote und weisse Muskulatur; allein ich kann auf die mannigfaltigen Verzweigungen der hierher gehörigen Fragen in diesem Bericht nicht näher eingehen und begnüge mich damit auf die im Litteraturverzeichnis aufgeführten Arbeiten von Schaffer und Knoll zu verweisen, welche die Ausgangspunkte für weitere Untersuchungen in der angezeigten Richtung sein werden.



durch eine protoplasmatische Zwischenwand untereinander verbunden. Diese gröberen protoplasmatischen Stränge, Blätter und Septen geben wiederum einer Unzahl feinerer Protoplasmablätter den Ursprung, welche in radiärer Richtung gegen die Peripherie des Bündels hin ausstrahlen, wobei sie hier und dort durch gegenseitige Berührung streckenweise verschmelzen (vergl. zu allem diesem Fig. 2). So werden radiär gestellte bandartige Felder begrenzt, welche der in diesem Falle stark lamellösen Form der Muskelsäulchen entsprechen.

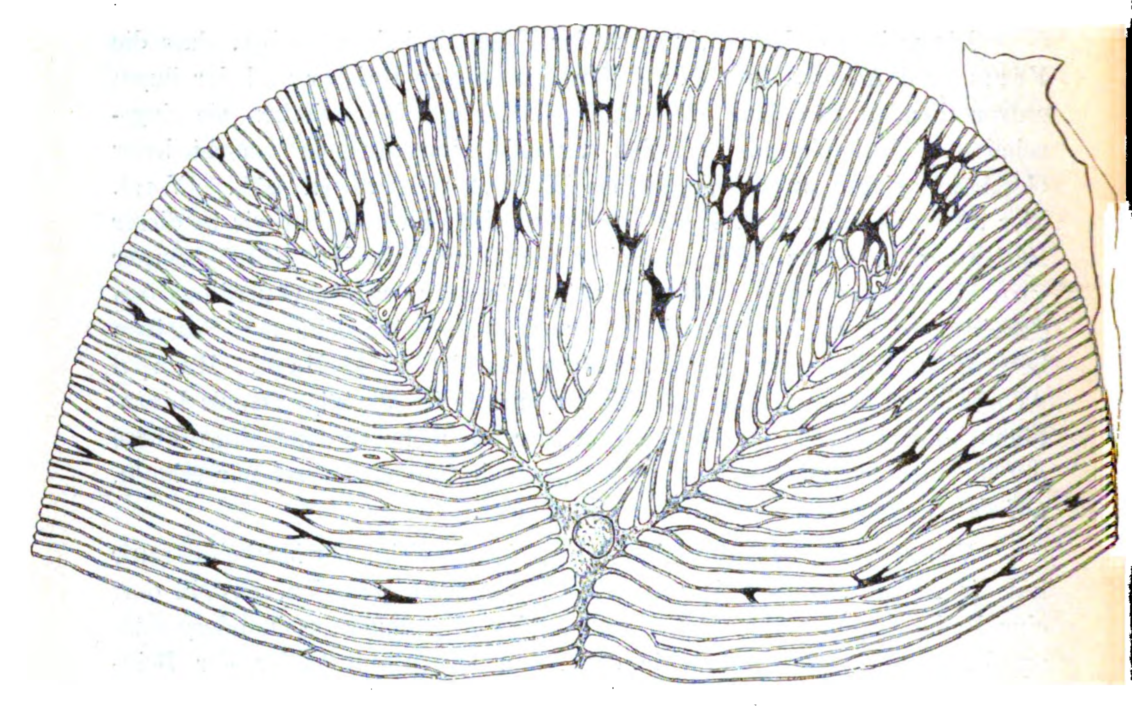


Fig. 2.

Querschnitt einer Muskelfaser von Dytiscus marginalis nach Vergoldung. Nach Retzius [107]. Taf. I. Fig. 2.

Wir haben also hier eine exquisit radiäre Anordnung; dies ist aber nicht etwa ein blosser selten vorkommender Spezialfall, sondern es sind entsprechende Verhältnisse in den mannigfachsten Variationen bei sehr vielen verschiedenen Geschöpfen von den bereits genannten Autoren, übrigens auch von mir selbst öfters, beobachtet worden. Obwohl nun gewiss diese Radiärtextur bei weitem nicht überall vorhanden ist (vergl. vor allem die detaillierte Beschreibung des Muskelquerschnittes bei Rollet [110], Teil II, pag 1 d. S. ff.), so liegt doch in ihr etwas besonders Typisches

und Charakteristisches, so dass ich hier noch ein zweites Beispiel von einem Fliegenmuskel, herrührend von Rollet, abbilde (Fig. 3). Die bandartigen Säulchen treten bei den Muskeln der Fliegen in mehreren konzentrischen Formationen oder Gürteln auf; in dem abgebildeten Falle sind deren zwei vorhanden. Jeder Gürtel, oder bei rundem Querschnitt des Muskels: Ring, wird von den Nachbarn durch eine Sarkoplasmalage getrennt; dabei sind zwei oder mehrere centrale Kernsäulen vorhanden. Was die Säulchen anlangt, so sind ihre Querschnittsfiguren sehr regelmässig radiär gestellt, wie die Abbildung zeigt. Analoge oder wenigstens teilweis entsprechende Anordnungen sind unter den Wirbeltieren von einigen Fischen (van Gehuchten, von Koelliker, Emery), beim Menschen vom Herzen (von Koelliker) bekannt geworden. Beim Herzmuskel zeigt sich oft die auch sonst beobachtete Kombination, dass die central gelegenen Säulchen der Faser polygonal, die peripheren bandartig und radiär gestellt sind. Auf den ersten Anblick hin erhält man den Eindruck, als sei die strahlige Anordnung in irgend einer Weise abhängig von der Gegenwart centraler Kernsäulen; das scheint aber nicht der Fall zu sein, denn in der Stammmuskulatur der Tritonen findet sich die Radiärtextur offenbar auch ohne centrale Kernreihen, ein Punkt, der besondere Beachtung verdient.

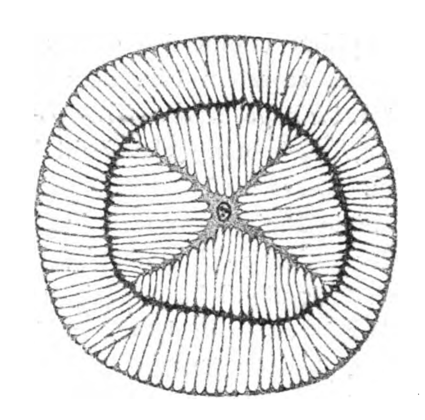


Fig. 3.

Querschnitt einer vergoldeten Muskelfaser von Musca vomitoria. Nach Rollet [112]. Fig. 3.

Wir unsererseits glauben nun, dass diese Strukturform ein Ausdruck des radiär gerichteten Dickenwachstums des Primitivbündels ist, wobei man sich nur vergegenwärtigen muss, dass das ausgewachsene Primitivbündel in gewöhnlichen Fällen 10—20—30 mal so dick sein wird als bei der ersten Anlage. Die Kaliberzunahme wird aber wesentlich auf der Vermehrung der in dem Bündel enthaltenen kontraktilen Elementarteile, also auf der Vermehrung der Fibrillen beruhen. Es erhebt sich mithin die Frage, ob man eventuell aus der Textur der Querschnitte auf den Modus der Vermehrung der Fibrillen würde zurückschliessen können. Zur Lösung dieser Frage mögen zunächst folgende weitere Erörterungen über die Cohnheimschen Felder dienen.

Wer, ohne eigene Erfahrungen zu besitzen, sich mit der Muskel-

litteratur beschäftigt, bei dem wird als Gesamteindruck der hinterbleiben, dass die Cohnheimschen Felder zwar verschieden gestaltete, doch aber immer charakteristische, durchaus bestimmte Figuren bilden, so zwar, dass diese Felder solche gleicher Ordnung oder gleicher Qualität sind. Nach meinen Erfahrungen ist dies nicht immer der Fall, ja vielleicht ist es sogar der Regel nach nicht der Fall,

Betrachten wir den Querschnitt eines Muskelprimitivbündels der Raupe von Sphinx euphorbiae oder auch der Raupe des gemeinen Schwammspinners, so sehen wir, dass von dem centralen Protoplasmastrange aus zunächst einige grobe Protoplasmastrassen radiär gegen die Peripherie ziehen, welche den Querschnitt in eine Reihe grober Felder erster Ordnung teilen. Diese zerfallen ihrerseits durch etwas feinere, oft noch subradiär gerichtete Protoplasmazüge in Felder einer zweiten Ordnung. Auch diese letzteren sind noch grober Natur; sie sondern sich aber noch weiterhin durch fortlaufend immer feiner werdende Verästigungen des Protoplasmageäders in eine Unzahl ebenso immer feiner werdende Felder einer dritten, vierten, ja sogar fünften und sechsten Ordnung. Nirgends habe ich dieses Verhalten ausgesprochener gefunden, als gerade bei den Schmetterlingsraupen und ich bilde zur Illustration hier den allerdings nicht radiär gebauten Querschnitt eines Stammmuskels der Raupe von Bombyx Neustria ab (Fig. 4). Bei Amphibienlarven kann man das Gleiche beobachten. Ist man aber einmal auf dies Verhalten aufmerksam geworden, so findet man auch in der Litteratur viele entsprechende, aber meist nur gelegentliche Angaben oder wenigstens Andeutungen, die sich indessen alle samt und sonders bisher keiner sonderlichen Beachtung zu erfreuen hatten (vergl. von Limbeck, Rollet [110] II. Teil, pag. 22 d. S. und [112], Ramón y Cajal, pag. 211, von Koelliker [64], Schäfer [121]). Die bedeutendsten Funde dieser Art, welche bis jetzt zur Abbildung gekommen sind, stammen von Rollet, und ich wiederhole hier eine seiner Figuren (Fig. 5). Es leidet für mich im übrigen nicht den geringsten Zweifel, dass sämtliche gröberen Cohnheimschen Felder, deren so viele von Retzius, Rollet, van Gehuchten, Ramón und anderen abgebildet worden sind, ebenso wie auch die Säulchen der Flügelmuskeln, unter Anwendung der modernen Hülfsmittel sofort in feinere Unterabteilungen zu zerlegen wären.

Wir fragen nun aber: wo haben wir in der Abbildung von Rollet (Fig. 5) das Muskelsäulchen? Sind es die feinsten sichtbaren Felderchen, die zu den Säulchen gehören, und würden in ihnen bei entsprechender Färbung die Fibrillenquerschnitte in gleichmässiger Ordnung zum Vorschein kommen? Oder wird vielleicht das, was jetzt als Cohnheimsches Feld letzter Ordnung gesehen wird, wiederum in Unterabteilungen

zerlegbar sein, welche dann erst die Fibrillen enthalten? Mir scheint, dass in diesen Fällen schwer bestimmbar sein dürfte, was ein primitives Muskelsäulchen ist; aber ebenso schwer bestimmbar ist das letzte Element des Muskelquerschnittes, nämlich der Querschnitt der „Fibrille". Wir hatten oben bereits darauf aufmerksam gemacht, dass in der Längsansicht des Primitivbündels und bei Isolation das, was überall „Fibrille" genannt wird, einem nicht fest gefassten Begriffe entspricht. Wenn wir etwa gehofft

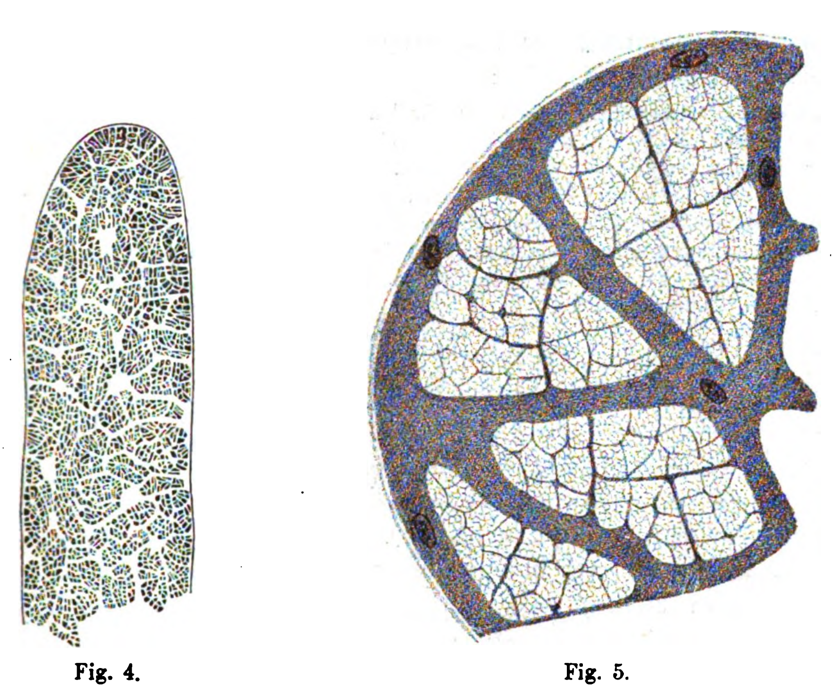


Fig. 4. Fig. 5.

Fig. 4. Stück eines Querschnittes durch ein Primitivbündel der Raupe von Bombyx Neustria. Cohnheimsche Felderung.

Fig. 5. Stück eines Querschnittes einer vergoldeten Muskelfaser von Maja squinado. Nach Rollet [112]. Fig. 4.

hatten, auf dem Muskelquerschnitt die Fibrille in ihrer Eigenschaft als elementare histologische Einheit näher definieren zu können, so zeigt sich nun, dass wir offenbar von einer falschen Voraussetzung ausgegangen sind und die „Fibrille" in dem von den Autoren verstandenen Sinne unauffindbar ist.

Aber zunächst sind wir noch nicht so weit! Erst wollen wir sehen, was die Autoren über die Sichtbarkeit der Fibrillen auf dem Muskelquerschnitt gesagt haben. von Koelliker hat die „Fibrillenquerschnitte", d. h. die ja ohne allen Zweifel auf dem Querschnitt des Primitivbündels

sichtbare Punktierung, zunächst in seiner „Mikroskopischen Anatomie“ (1850) abgebildet (pag. 200). Dann hat er später angegeben, man könne die Fibrillenquerschnitte nach Essigsäurezusatz am frischen Muskel sehen (1857, pag. 318) und schliesslich hat er sie nach einem Chromsäurepräparat in den 60er Jahren abgebildet. Engelmann [27], I, pag. 62 ff.) gewahrte nach seiner Aussage die Fibrillenquerschnitte beim Absterben der Muskulatur in Form regelmässiger kleiner Kreise. Bei weitem weniger Vertrauen äussert Rollet [110], II., pag. 27 d. S.); er findet eine besondere Schwierigkeit in der Bestimmung der Fibrillenquerschnitte und äussert sich über Muskeln aus Alkohol wie folgt:

„Wegen der äussersten Feinheit der Fibrillen muss man dabei die stärksten Objektive verwenden. Man sieht dann die Cohnheimschen Felder selbst wieder in dicht nebeneinander liegende rundliche Feldchen zerfallen. Die Umgrenzung derselben ist aber in den meisten Fällen bei weitem keine so scharfe, wie die der Cohnheimschen Felder selbst, und die Deutlichkeit der Umgrenzung dieser kleineren Feldchen wechselt häufig in dem selben Felde ... Etwas schärfer umgrenzt erscheinen die Fibrillen in den Cohnheimschen Feldern der Krebse, aber auch bei diesen ist die Umgrenzung der Cohnheimschen Felder selbst eine bei weitem schärfere.“

Noch weniger vermochte Retzius ([108], pag. 85) von den Fibrillenquerschnitten aufzufinden; er findet, dass sie nur selten sichtbar würden.

Betrachten wir hier die Fig. 4 und fragen uns, ob wir in den feinsten dort sichtbaren Felderchen Querschnitte von Säulchen oder Fibrillen haben, so können wir nur soviel sagen, dass die Felderchen dort prismatischen Fäden entsprechen, welche keinerlei übereinstimmende Formen zeigen, insofern sie in jeder Art unregelmässig vielkantig oder auch bandartig abgeplattet sein können. Es gelingt also weder in der Längsansicht durch Zerzupfung, noch auch durch Untersuchung auf dem Querschnitt primitive fibrilläre Fäden von übereinstimmender Form und gleichmässigen Kaliberverhältnissen aufzufinden, welche mit Sicherheit als histologische Elemente gleicher Ordnung anzusprechen wären, und dies muss einen in der Sache selbst gelegenen Grund haben, den ich nun in Folgendem näher kennzeichnen möchte.

Das Strukturbild, wie es Rollet von Krebsen zeichnet und wie ich es von einer Schmetterlingsraupe gegeben habe, ist eine beiläufige Folge des organischen Wachstums, in letzter Linie eine Folge der besonderen Weise der Massenzunahme der belebten Materie während der Entwickelung (vergl. [143]). Daher kommt dies Bild auch bei anderen Organen vor, wo die Entwickelung und Massenzunahme unter analogen Bedingungen erfolgt; z. B. ist die Analogie mit dem Sehnenquerschnitt unverkennbar, worauf schon Thin aufmerksam gemacht hat.

Wir finden eben dieses Bild auch schon, wenn wir einen makroskopischen Muskelquerschnitt betrachten (Rouget), denn hier bringen stärkere und schwächere Septen von Bindegewebe eben diese Anordnung in gröbere und feinere Unterabteilungen zu Wege, doch würde das letzte Glied, das wir mit blossem Auge sehen, immerhin noch eine Fleischfaser sein. Betrachten wir diese jetzt unter einer schwächeren Vergrösserung, so wiederholt sich dasselbe Bild einer successiven in feinere Teile sich auflösenden Felderung und als letztes Glied haben wir nun das Primitivbündel. Bringen wir dieses entsprechend gefärbt unter die Immersion, so tritt uns von neuem das Abbild des makroskopischen Muskels oder der Fleischfaser ins Kleine verwandelt entgegen, insoferne wir abermals eine stufenweis in verschiedenen Ordnungen vom Grossen zum Kleinen abfallende Felderung sehen, die Cohnheimsche Felderung. Betrachten wir nun die letzten sichtbaren Querschnittselemente, so sind diese, wie wir betont haben, offenbar nicht von gleichem Range, da sie ungleichartig in der Form und namentlich auch von verschiedenartigem Kaliber sind. Sie können daher nur zusammengesetzte Bildungen sein. Wir nehmen aber konsequenter Weise an, dass das letzte sichtbare Querschnittselement in betreff seines feinsten, seines molekularen Aufbaues sich nach Analogie des Primitivbündels verhält. Denken wir uns bei letzterem die Felder der verschiedenen Ordnungen in eine Reihe von abnehmender Grösse zusammengesetzt und benennen wir die Glieder dieser Reihe mit den Ziffern n, (n—1), (n—2), (n – 3) und so fort, so wird sich fragen, welches Glied in Wahrheit das letzte ist ungeachtet jener Grenze, die uns zeitlich nach dem Stande unserer augenblicklichen Hilfsmittel oder auch dem technischen Vermögen überhaupt für immer gesetzt ist. Wir unsererseits glauben, dass das letzte, das (n—x)te Glied der Reihe nicht eine histologische Fibrille von bestimmtem Kaliber ist, sondern dass die in der Richtung des Kleinen fortgesetzte logische Schlussfolge unmittelbar auf das kontraktile Molekül der Physiologie, die „Inotagmen" Engelmanns (31), oder vielmehr auf eine lineare Reihe solcher Moleküle oder Inotagmen (Molekularfibrillen oder Inotagmenreihen) führt, welche der gesuchten „fibrillären Einheit" vollkommen entsprechen.

Die Entstehung des so charakteristischen Strukturbildes leiten wir aber davon ab, dass allgemein die Faser, gleichviel welcher Ordnung, heisse sie Molekularfibrille, histologische Fibrille, Säulchen, Primitivbündel oder Fleischfaser, beim Wachstum an Kaliber gewinnt und sich allmählich durch innere Sonderung in zwei oder mehrere Teile zerlegt oder spaltet, welche zunächst kleiner sind als das Muttergebilde und dem Jugendstadium des letzteren gleichen. Natürlich sind die Tochterfasern kraft ihrer Ent-

stehung einander auch räumlich enger verbunden und bilden zusammen ein Bündel, auf dem Querschnitt ein Feld (irgend einer niederen oder höheren Ordnung). Daher werden auch in den Primitivbündelquerschnitten von Rollet und mir diejenigen „Fibrillen" oder Säulchen, welche selber gleichen Ranges in irgend einem Felde zusammenstehen, sich von derselben Mutterfibrille oder demselben Muttersäulchen herleiten. Das organische Wachstum ist nun überhaupt gebunden an die Assimilation, das Wachstum und die Spaltung der lebendigen Einheiten, als welche in dem Primitivbündel die von den Physiologen geforderten linearen Molekülreihen oder Molekularfibrillen zu gelten haben. Daher wird das, was jetzt als „histologische" Fibrille gilt, im Kleinen oder Unsichtbaren das Abbild des Säulchens, bezw. des Primitivbündels sein, denn es wird die „histologische" Fibrille in sich selbst die Molekularfibrillen in der nämlichen Gruppierung zu Bündeln verschiedener Ordnung enthalten, wie das übergeordnete Primitivbündel die Säulchen oder „histologischen" Fibrillen, weil eben die Molekularfibrillen sich ebenso durch Spaltung vermehren wie die Fibrillen und Säulchen, ja genauer gesagt, die Spaltung der lebenden Moleküle die erste Ursache oder die Grundlage der spezifischen Form der Vermehrung des gröberen Fäserchen ist.

Es kann ja nicht zwei letzte Einheiten der kontraktilen Substanz geben: die histologische Fibrille einerseits für den Gebrauch der Anatomen und andererseits die unsichtbaren kontraktilen Moleküle für den Gebrauch der Physiologen. Man überlege, dass wie der Übergang vom Makroskopischen zum Mikroskopischen ohne erkennbare Grenze statt hat, so auch der Übergang vom Mikroskopischen oder Histologischen zum Molekularen an keine bestimmte Grenze gebunden ist; daher giebt es nicht dreierlei verschiedene Strukturen: makroskopische, mikroskopische und molekulare, sondern nur **Eine** Struktur, und in Anwendung auf den Muskel müssen wir sagen, dass dessen sichtbare Struktur allmählich durch inneres Wachstum und innere Sonderung aus dem Molekularen herauswächst, mithin was wir bestenfalls davon zu sehen bekommen, lediglich von der Tragfähigkeit unserer gesamten technischen, sei es histologischen, sei es optischen Hülfsmittel abhängt. Was wir als „Fibrille" an Zerzupfungspräparaten isolieren oder was wir optisch als letztes Flächenelement auf dem Querschnitt erreichen, das spalten wir sozusagen durch künstliche Mittel aus der metamikroskopischen, der molekularen Faserstruktur ab. Was auf diesem Wege zur Sonderung gelangt, das kann natürlich nicht immer wieder dasselbe sein; daher ist die „Fibrille" hier und dort bei verschiedenen Forschern zu verschiedenen Zeiten, ja in verschiedenen Augenblicken der Präparation immer wieder etwas anderes gewesen. Naturgemäss hat

sich im Lauf der Decennien die Vorstellung von dem, was man als „Fibrille“ anzusehen habe, immer mehr verfeinert, eben in dem Grade, als sich die technischen Hülfsmittel verfeinerten. Wenn somit Rouget behauptet, dass alle vor ihm gegebenen Abbildungen von Fibrillenquerschnitten ungenau und zum Teil blosse Phantasieprodukte seien, so wären spätere Forscher in der Lage genau die gleiche Erklärung mit dem nämlichen Rechte abgeben zu können.

(6 e.) Zusammenfassung betreffend die Fibrillärstruktur und Aufgaben der weiteren Untersuchung.

1. Aus totem und lebendem Materiale können feinste Fäserchen, Fibrillen, durch Spaltung isoliert werden, welche der präexistierenden Faserstruktur des Muskels entsprechen.

2. Eine Spaltung in querer Richtung durch mechanische Bearbeitung ist auch beim fixierten Primitivbündel überhaupt nicht möglich. Vielmehr laufen Kontinuitätstrennungen in der Quere auf Bruch oder Zerreissung hinaus.

3. Die fibrilläre Gliederung entspricht den notwendigen physiologischen und mechanischen Postulaten (Kontraktion — spezifische Beanspruchung in der Längsrichtung — Spannung).

4. Die Fibrillen sind Protoplasmafilamente. In letzter Linie beruht die Faserstruktur des Muskels auf der linearen Anordnung der kleinsten kontraktilen Teilchen (Inotagmen von Engelmann). Die entsprechenden Molekularfibrillen der Inotagmenreihen sind die wahren fibrillären Einheiten. Sie treten zu höheren Verbänden zusammen, welche je nach dem Erfolge der Präparation als gröbere und feinere Fäserchen, als „histologische“ Fibrillen oder auch als Säulchen zum Vorschein kommen. Eine untere Grenze der Spaltbarkeit war bisher nicht nachzuweisen.

5. Die Fibrillen ordnen sich zu Bündeln, — Muskelsäulchen von Koellikers, auf dem Querschnitt: Cohnheimsche Felder. Es scheinen zwei Fälle vorzukommen:

a) In dem für die Erkenntnis des wahren Sachverhaltes besonders charakteristischen Falle ordnen sich die „Fibrillen“ zu Bündeln verschiedener Ordnung; bezeichnet man die Bündel von grösserem Querdurchmesser als solche nter Ordnung, so kommen solche (n—1)ter, (n—2)ter, (n—3)ter Ordnung vor u. s. f. Das letzte Glied dieser Reihe muss der wahren „fibrillären Einheit“ entsprechen, welche allerdings mikroskopisch nicht mehr sichtbar ist (Molekularfibrille).

b) Die Säulchen, bezw. die Cohnheimschen Felder sind alle von gleicher Ordnung (?)[1].

[1]) Schaffer und Knoll meinen sogar, dass Muskelquerschnitte mit gleichmässiger

6. Die Cohnheimsche Felderung ist in letzter Linie der genaue Ausdruck zweier Thatsachen, nämlich ad 1 der Thatsache, dass die kleinsten Teilchen der kontraktilen Masse sämtlich in gleichem Sinne und zwar parallel zur Faserachse orientiert sind, ad 2 der Thatsache, dass diese kleinsten kontraktilen Teilchen durch Assimilation und Spaltung in der Längsrichtung sich vermehren. Diese „Spaltung" ist besser gesagt eine allmähliche innere Differenzierung oder Sonderung. Diese Form der Differenzierung oder Sonderung schliesst es implicite in sich ein, dass auch die sichtbaren „Fibrillen" und ebenso die Säulchen durch allmähliche Trennung oder Sonderung ihrer Teile in der Längsrichtung, id est: durch Spaltung, sich vermehren.

7. Die Gliederung des Primitivbündelquerschnittes in Felder verschiedener Ordnungen entspricht einem allgemeinen Strukturprinzip und kommt das gleiche histologische Bild überall da vor, wo eine analoge Form des Dickenwachstums vorhanden ist (makroskopischer Muskelquerschnitt, Sehnenquerschnitt).

Weitere Untersuchungen über die fibrilläre Textur des Primitivbündels werden am Längsschnitt oder mittelst Zerzupfung kaum neue Erfolge aufzuweisen haben. Dagegen ist es hohe Zeit, dass der Muskelquerschnitt dem Bereiche der deskriptiven Histologie entzogen und mit Rücksicht auf das Zustandekommen der fibrillären Differentiation neu untersucht wird, denn es zeigt sich in zweifelloser Weise, dass die kritische Betrachtung des Muskelquerschnittes von höchstem Interesse für die allgemeine Erkenntnis des Wachstums und der Vermehrung der lebendigen Materie ist.

II. Kapitel: Die Architektonik der Muskelsubstanz.

(7.) Niemand kann eine Untersuchung beginnen ohne allgemeine Gesichtspunkte, bezw. ohne Arbeitshypothesen. So wollen auch wir, ehe wir die Frage der Querverbindungen der Fibrillen und Säulchen dem vorhandenen Materiale noch erörtern, uns fragen, was für eine Aussicht auf Erfolg eine solche Untersuchung nach physiologischen Rücksichten und nach Rücksichten der vergleichenden Gewebelehre möglicherweise haben kann. Da einmal Querverbindungen auf der Höhe des Streifens Z behauptet worden sind, so fragen wir, ob derartige Querver-

Verteilung der „Fibrillen" vorkommen, wo also die Zusammenordnung zu Bündeln nicht vorhanden wäre. Ich halte dies für unwahrscheinlich; bei schwächerer Vergrösserung kann man sich zuweilen täuschen. Indessen bei Anwendung guter Immersionssysteme kommt, wie ich denke, die Cohnheimsche Felderung immer zum Vorschein.

bindungen ein physiologisches, mechanisches, gewebliches, entwickelungsgeschichtliches Postulat sein können.

Krause hat bekanntlich (1869) den zwischen zwei Streifen Z (vergl. Fig. 13, 14, 16, 19) gelegenen Anteil des Primitivbündels ein Muskelfach genannt, so dass mithin eine aufeinanderfolgende Serie von Muskelfächern die Gesamtheit des Primitivbündels vorstellt. Giebt es nun Daten aus dem Kreise der Fachphysiologie, welche auf eine die Fibrillen und Säulchen entsprechend dem Niveau von Z in querer Richtung überschreitende Differenzierung schliessen lassen? Ist vor allem die Annahme oder Vorstellung einer solchen Differenzierung nicht im Widerspruch mit der Vorstellung der Fibrillen als zusammenhängender, einheitlicher Protoplasmafäden? Ohne auf diese Frage vorerst näher eingehen zu wollen, mag hier darauf hingewiesen werden, dass zwischen den einzelnen Muskelfächern, etwa nach Analogie einer zusammenhängenden Flucht von Zimmern, doch gewisse Schwellen ausgebildet sein könnten, die eine untergeordnete Form von Selbständigkeit des einzelnen Teiles gestatten. Hier mag die Beobachtung Engelmanns Platz finden ([27], pag. 164), dass auch das einzelne Muskelfach für sich allein der Zuckung unterliegen kann.

Bedenken wir, dass ja nicht alle Muskelsäulchen oder Fibrillen eines Primitivbündels weder ihrem Bau noch den inneren Widerständen nach, die sie der Erregung oder der Kontraktion entgegen setzen, einander absolut gleich sein können, dass sie auch an der Nerveneintrittsstelle die Erregung in zeitlich verschiedenen Momenten empfangen, wie aus der Existenz der sogen. seitlichen Kontraktionswellen in fixierten Präparaten hervorgeht, so werden wir uns sagen müssen, dass eine Querverbindung vor allem dazu dienen könnte, die geringen Verschiedenheiten im Ablauf der Kontraktion bei den einzelnen Fibrillen und Säulchen eines Bündels durch gegenseitige Verkettung derselben gegenstandslos zu machen und zu einer durchschnittlichen Gesamtwirkung zu vereinen. Ferner müssen wir in Rechnung ziehen, dass die Verkürzung des Muskels 90% und darüber betragen kann; offenbar würde es bei einer so ausserordentlichen Formänderung, — in der Länge wie in der Dicke —, von Vorteil sein, wenn die gegenseitige Lage der „Fibrillen" (Säulchen) durch Querverbindungen garantiert würde.

Aber wir können noch andere Wahrscheinlichkeitsgründe für die Existenz der Querverbindungen ins Feld führen. Es scheint ein allgemeines Strukturprinzip darin gegeben zu sein, dass, wo immer parallel gerichtete Faserzüge vorkommen, diese von ähnlichen Systemen senkrecht überkreuzt werden. Hier ist zunächst an das Verhalten der Aponeurosen und Fascien zu denken, ferner vor allem an die Spongiosa mit ihren

Systemen sich senkrecht überkreuzender Knochenbälkchen. Bleiben wir bei letzterem Beispiele stehen, so haben wir in diesem Falle Kurven der stärksten Pressung und Kurven der stärksten Zugwirkung, welche einander (der Regel nach) senkrecht überschneiden. Es ist nun, um den Vergleich zu ermöglichen, erlaubt, die Kontraktion des Muskels so anzusehen, als würde derselbe in seiner Längsrichtung zusammengepresst, dann fallen die Widerstände, welche sich der Pressung entgegensetzen, mit den inneren Widerständen der Kontraktion zusammen. Entsprechen somit die Fibrillen den Kurven der stärksten Pressung, so würden etwaige Querverbindungen den Kurven der stärksten Zugwirkung entsprechen.

Gehen wir auf die allgemeine Protoplasmaarchitektur ein, so sind genug Fälle bekannt geworden, wo parallel laufende Fäserchen in querer Richtung verbunden waren. Dies wird ganz allgemein behauptet von Bütschli und seiner Schule, worauf wir später noch zu sprechen kommen. Ich selbst habe an den parallel laufenden Fibrillen der Darmepithelzellen kürzlich regelmässige Querverbindungen wahrnehmen können.

Es sind also physiologisch, mechanisch und morphologisch genug Wahrscheinlichkeitsgründe da, um eine Untersuchung der fraglichen Querverbindungen zu rechtfertigen. Rücksichtlich der Entwickelungsgeschichte möchte ich noch bemerken, dass die im Anfang solitär auftretenden Einzelfibrillen der primitiven Muskelzellen unmöglich in körperlicher Beziehung von einander unabhängig sein können, denn die Querstreifen entsprechen sich bezüglich der Horizonte, in denen sie liegen, durch das ganze Bündel hindurch, und es ist nicht einzusehen, wie schon Bowman in seiner ersten Abhandlung bemerkt, woher die Analogie der Lage rühren soll, wenn nicht Querverbindungen vorhanden sind.

(8 a, α.) Aus der Litteratur geht mit vollkommener Sicherheit hervor, dass im Streifen Z von vielen Autoren zweierlei Dinge zusammengeworfen worden sind, die garnicht auf demselben Niveau liegen (z. B. Melland, van Gehuchten, Marshall, Ramón y Cajal). Es ist das Verdienst von Rollet unwiderleglich nachgewiesen zu haben, dass die sarkoplasmatischen sogenannten Querfadennetze erster Ordnung von Retzius ab origine zu beiden Seiten des Streifens Z liegen, nicht in demselben. Ich bespreche daher die Querfadennetze a. a. O. im nächsten Kapitel.

Der Streifen Z ist schon in frühen Zeiten von vereinzelten Autoren bemerkt und beschrieben worden und ich verweise bezüglich des Geschichtlichen im allgemeinen auf Krause ([69], pag. 33) und auf Frédéricq ([39], pag. 37). Mir scheint, dass schon eine Figur in der Bowmanschen Originalabhandlung den Streifen deutlich aufweist (Fig. 19); aber eine

bestimmtere Schilderung wurde erst von Dobie geliefert (1849). Brücke zeichnet (1858) den Streifen in seinen Figuren und stellt ihn unter der Form einer querliegenden Reihe von Körnern dar, welche in der Längenrichtung der Faser den Bowmanschen sarcous elements entsprechen; in histologischer Beziehung hat der Autor indessen keinerlei Gewicht auf seinen Fund gelegt. Etwas mehr Detail finden wir bei Amici (1859). Die Ausdrucksweise dieses Forschers ist allerdings eine eigenartige; sehen wir jedoch hiervon ab, so beschreibt er vom Fliegenmuskel (vergl. Fig. 6 nach Amici) mit hinreichender Genauigkeit die Schichte Q, bestehend aus Längsfädchen (das sind die Glieder Q der Säulchen oder „Fibrillen"), ferner Querscheiben, welche sich aus den Teilen J + Z + J unserer heutigen Ausdrucksweise zusammensetzen. Q ist dunkel, J hell, Z punktiert, und zwar rührt die Punktierung von der Anheftung der Längsfädchen an die Zwischenscheibe her (d. h. der Autor fand wie Brücke, dass die körnerartigen Glieder Zf der Lage nach den „Fibrillen" entsprechen). Die Querscheibe (J + Z + J) hat in der Mitte ein Loch, nämlich da, wo die centrale Kernsäule unserer heutigen Ausdrucksweise liegt. An der Peripherie dieser Scheibe adhäriert die äussere Scheide (Sarkolemm), denn bei etwas stärkerer Zusammenziehung der Faser findet man die Scheide zu Gewölben aufgeworfen (siehe Fig. 6), welche ihre Fusspunkte auf der Höhe von Z haben. Die Fibrillen aus dem Thorax der Insekten, sowie Fibrillen vom Lamm zeigten wesentlich die gleichen Erscheinungen.

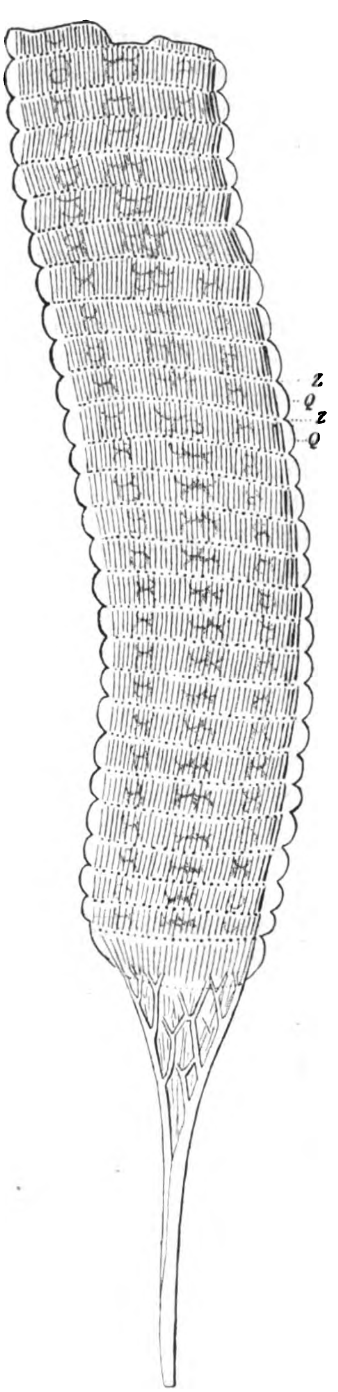


Fig. 6

Muskelfaser der Fliege nach Amici [2].
Fig. 5.

In der Arbeit von Hensen (1868)

wird ausser der von ihm sogenannten Mittelscheibe auch der Streifen Z erwähnt und zwar sowohl beim Meerschweinchen (Fig. 2 von Hensen) wie bei den Flügelmuskeln der Insekten („Grenzlinie in der Zwischensubstanz", Fig. 5 A bei Hensen); doch kann ich die Hensensche Arbeit rücksichtlich der Querstreifungsverhältnisse nicht unbedingt anerkennen, da er Z und M mit einander verwechselt. Nach Nasse kommt der Streifen Z auch bei Medusen, Salpen, Bryozoën und Sagitta vor; Langerhans wies ihn zum erstenmal beim Herzmuskel nach (1873).

(8a, β.) Eine systematische Untersuchung des Streifens Z giebt Krause (1868 und 1869). Der bekanntlich sehr feine Streif wird von ihm als „Querlinie" *κατ'ἐξοχήν* bezeichnet. Der Autor stellt fest, dass dieser Streifen bei Einwirkung bestimmter Reagentien sich ganz anders verhält als der Streifen Q; er bespricht ferner besonders die Erscheinung des Scheibenzerfalls nach Säurewirkung, wobei die erhaltenen „discs" dem resistenten Streifen Z nebst den unmittelbar anhängenden Begrenzungsschichten (J) entsprechen (während Q total verquillt). Ferner konstatiert Krause mit von Koelliker, dass die Cohnheimschen Felder, bezw. die sarcous elements, bei einer Untersuchung des total frischen Muskelquerschnittes sich von dunklen Linien umsäumt zeigen, welche dann irrtümlicherweise als die Querschnittsbilder besonderer Membranen angesehen werden. Die Kombination mit der Längsansicht des Primitivbündels ergiebt dann schliesslich folgende Theorie der Muskelstruktur.

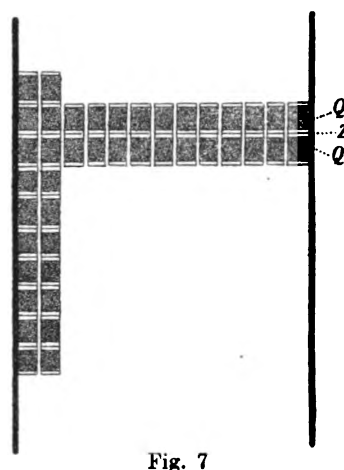


Fig. 7

Muskelschema von Krause zur Kästchentheorie.

Das Strukturelement des Muskels ist das Muskelkästchen (Fig. 7). Seinem Querschnitte nach entspricht es dem Cohnheimschen Felde oder dem sarcous element, seiner Höhenausdehnung nach dem Zwischenraum zwischen zwei Streifen Z. An beiden Enden wird das Kästchen von einer Grundmembran geschlossen, welche dem Streifen Z entspricht, jedoch so, dass die Grundmembran zweien in der Längenrichtung auf einander folgenden Muskelelementen gemeinsam ist. Die seitliche Begrenzung erhalten die Kästchen durch die Seitenmembranen, welche man auf dem Querschnitt als dunkles, die Cohnheimschen Felder umsäumendes Liniennetz gewahrt; auf dem Längsschnitt hingegen sieht man sie nach Essigsäurewirkung in Form dunkler Linien (— dies sind die sarkoplasmatischen Septen zwischen den

Muskelsäulchen — der Ref.). Die Seitenmembranen kommen jedem Muskelkästchen besonders zu, so dass die Membranen benachbarter Kästchen nur gegen einander gelagert sind. Zwischen ihnen kann interstitielle Flüssigkeit mit Körnchen gelagert sein (interstitielle Körnchen von Koellikers).

„Die in der Querrichtung der Muskelspindel an einander stossenden Grundmembranen der Muskelkästchen sind jedenfalls mit einander verklebt, ungefähr nach Art eines Kittes, der einen Mosaickfussboden zusammenhält ... Denn die bei der Kontraktion entstehenden Einkerbungen des Sarkolemms in der Profilansicht (— vrgl. oben die Abb. von Amici — der Ref.) beweisen, dass durch die zusammenhängenden Grundmembranen jeder aus Muskelkästchen bestehenden Scheibe ein Zug an dem Sarkolemm ausgeübt werden kann."

Die zu sämtlichen Muskelkästchen einer Querreihe gehörige gemeinsame Grundmembran wirkt also mechanisch als ein Ganzes. Als Muskelfach wird die Summe aller in demselben Horizonte liegenden Kästchen bezeichnet. Längsreihen von Kästchen stellen die sog. Fibrillen oder Säulchen vor. Diese Fäserchen sind indessen Kunstprodukte: in der lebenden Muskelfaser ist die Anordnung der Elemente zu Muskelfächern nicht zu Fibrillen massgebend (— warum? das ist selbst nach den Krauseschen Vorstellungen durchaus nicht einleuchtend — der Ref.). Innerhalb jedes Muskelkästchens haben wir das doppeltbrechende Muskelprisma oder sarcous element (Säulchenglied Q), welches an beiden Endflächen von einer einfach brechenden Flüssigkeitsschichte überzogen wird (Säulchenglieder J). Die Muskelkästchen sind in sich weiter zusammengesetzt. Mittelst Chromsäure erhält man äusserst feine Fibrillen, welche allerdings einem präexistierenden Strukturverhältnis entsprechen müssen (!), aber nur in folgendem Sinne. Jene Fibrillen sind sichtlich gegliedert; sie zeigen — nach unserer heutigen Ausdrucksweise — Q, J und Z. Krause glaubt nun, dass das Glied Q der Fibrillen — „Muskelstäbchen" — einem Brückeschen Disdiaklasten entspricht und dass die Spaltbarkeit der in dem Kästchen enthaltenen Materie von den Disdiaklasten ausgeht; das sarcous element ist ein Bündel von Disdiaklasten und als solches zerfaserbar; die Zerspaltung erstreckt sich aber beim erhärteten Präparate auch auf die koagulierte im Leben flüssige, isotrope Substanz (J) und die Grundmembran (Z).

So weit Krause; ich habe seine Theorie absichtlich ausführlich dargestellt, weil sie der Ausgangspunkt einer litterarischen Bewegung geworden ist. Das Fehlerhafte der Theorie ist in folgendem Gedankengange enthalten. Die sarcous elements werden als fest, starr, unveränderlich angesehen, was unmöglich ist, da das Muskelfach sich bestenfalls bei weitem stärker kontrahiert, als die Höhe der sarcous elements ausmacht. Um bei starrem Q die Verkürzung zu ermöglichen, wird J als flüssig angesehen. Infolge dessen sind für die Säulchen Seitenmembranen erforderlich, um die wechsel-

weise festen und flüssigen Teile zusammenzuhalten. Die Seitenmembranen werden dadurch erhalten, dass die sarkoplasmatischen Septen zwischen den Säulchen in Membranen gespalten und je zu den benachbarten Säulchen geschlagen werden; der hierbei eventuell bleibende Rest ist interstitielle Flüssigkeit.

Das Verdienst der Krauseschen Untersuchung und Theorie liegt hingegen in der richtigen Beurteilung des Streifens Z auf Grund einer systematischen Untersuchung.

Ehe wir in die weitere Diskussion betreffend die Grundmembran von Krause eintreten, mögen ferner die weiteren Entwickelungen der Krauseschen Lehre besprochen werden. Es sind hier drei Autoren beteiligt, welche von den Thoraxfibrillen der Insekten ausgingen. Merkel (1872), Sachs (1872) und Schäfer (1891). Ausserdem haben Schipiloff und Danilewski die Kästchentheorie in Bausch und Bogen übernommen. Die histologischen Ausführungen von Sachs stellen im ganzen eine Wiederholung der Merkelschen Auffassung vor. Die grossen Verdienste des letzteren Autors liegen auf dem Gebiete der Ermittelung der Vorgänge bei der Muskelkontraktion und werden an geeigneter Stelle besprochen werden. An der „Thoraxfibrille" nimmt Merkel im Anschluss an Krause jene Seitenmembran an, von der schon gesagt wurde, dass sie niemals direkt beobachtet, sondern meist nur auf Grund der Einwirkung bestimmter Reagentien erschlossen wurde (vergl. oben pag. 37); es würde aber sicher jeder quellungsfähige Körper von der sonstigen Konstitution der Säulchen bei Einwirkung der gleichen Reagentien die gleichen Erscheinungen zeigen. Dagegen beurteilt Merkel den Streifen Z anders wie Krause; in 50% Alkohol eingelegte Thoraxfibrillen zerfallen nämlich durch Lösung innerhalb des Streifens Z in einzelne Querglieder. Merkel folgert daraus, dass der Streif in sich zusammengesetzt ist und eigentlich aus den zwei einander zugewendeten End- oder Schlussplatten benachbarter Muskelkästchen besteht, welche erst durch eine intermediäre Kittsubstanz in festere Vereinigung treten. An dieser Auffassung wurde von Nasse Kritik geübt ([95], pag. 62): es könne eine Kittsubstanz nicht vorhanden sein, weil die allgemein als Lösungsmittel von Kittsubstanzen wirkenden Alkalien gerade an dem Streifen Z einen besonderen Widerstand fänden; dagegen erfolge bei Behandlung mit verdünntem Alkohol ein Bruch, aber nicht innerhalb von Z, sondern nur dicht an der Zwischenscheibe. Zu gunsten der faktischen Beobachtung Merkels ungeachtet der Kästchentheorie lässt sich indessen anführen, dass neuerdings durch Rutherford ([117], pag. 320) eine feinere Zusammensetzung des Streifens Z angegeben worden ist. Danach soll jedes körnerartige Fibrillenglied Z (Z f) dreiteilig sein und neben einem schmalen,

äquatorialen Streifen einer besonderen Substanz jederseits eine Hemisphäre färbbarer Materie besitzen. Es lässt sich nicht einsehen, warum diese Darstellung nicht eventuell zutreffend sein könnte und würde dann, nach den Abbildungen Rutherfords zu urteilen, das schmale äquatoriale Band den Streifen Z im engeren Sinne vorstellen, während die jederseits befindlichen Endstücke Verdichtungszonen im Streifen J sein müssten. Der Inhalt des Muskelkästchens ist nach Merkel durchaus anders beschaffen als dies von Krause angenommen wurde und wird in dem Kapitel über die Kontraktionserscheinungen näher davon die Rede sein.

Endlich haben wir eine weitere Umbildung der Kästchentheorie in den letzten Arbeiten von Schäfer (1891). Wie der vorhergehende Autor nimmt er eine elastische Seitenmembran an, wobei die Muskelelemente (Kästchen) auf der Höhe von Z durch veritable Diaphragmen getrennt werden (Flügelmuskelfibrillen). Das Glied Q der Säulchen besteht aus einer sehr stark färbbaren Substanz, in welcher bei bestimmter Anwendung der Goldmethode klare, unfärbbare, dicht gestellte Längsröhrchen von rundem Querschnitt zu sehen sind; diese kommunizieren mit der Substanz des Streifens J, welche als halbflüssig vorgestellt wird. Die Bilder, welche Schäfer von dem Streifen Q erhielt, sind auf alle Fälle sehr merkwürdig und bedürfen dringend der Aufklärung.

Im übrigen hat Schäfer wenigstens in früherer Zeit (1873) von einer Querverbindung der Fibrillen und Säulchen nichts wissen wollen; hierbei führt er den einzigen plausiblen Gegengrund an, der mir in der Litteratur aufgestossen ist und der auch sicherlich einiges Gewicht haben würde, wenn nicht die geradezu unendliche Reihe der positiven Daten dagegen stünde. Schäfer sagt nämlich, dass die wohlbekannte entgegengerichtete Parallelverschiebung der Fibrillen (siehe oben pag. 33) mit einer durchlaufenden Querverbindung der fibrillären Masse nicht in Übereinstimmung zu bringen sei. Der Autor übersieht nur, dass, was von der Resistenz der Grundmembran gesagt wird, nur relativ, im Verhältnis zu den übrigen in Betracht kommenden Teilen gilt, dass aber absolut genommen der Streifen Z eine weiche, protoplasmatische und als solche auch leicht dehnbare Masse vorstellt. Wenn also gewaltsame, ungeregelte Kontraktionen der Fibrillen während des Absterbens oder bei übler Behandlung der lebenden Muskelfaser eintreten, so kann man sich nicht wundern, wenn hierbei die Grundmembran zwischen benachbarten Fibrillen unter Umständen eine erhebliche Dehnung erfährt, da wir ja doch der Energie der Muskelkräfte eine bedeutende Schätzung werden entgegen bringen müssen.

Die Grundmembranen von Krause würden sich also wie Querböden verhalten, die durch die ganze Dicke des Primitivbündels hindurchgehen.

Es sind nicht gerade eben viele Autoren, welche für diese Anschauung eingetreten sind. Hier nenne ich zuerst Flögel (1872, pag. 70), der bei den, wie es scheint, für feinere Untersuchungen ausserordentlich geeigneten Muskeln einer gewissen Milbenart (Trombidium) den Streifen Z als durchgehende Membran erkennen konnte. Ihm kam es vor, als sei die Membran mit dem Sarkolemm verknüpft; auch konnte er die Körner innerhalb der Membran erkennen, welche die Glieder Z der Fibrillen vorstellen. Dann muss Engelmann genannt werden, der die mechanischen Eigenschaften der Grundmembran sehr genau verfolgte, wenn er sie vielleicht auch auf Grund rein theoretischer Erwägungen nicht als eine veritable ab origine kontinuierliche Membran ansah (vergl. oben pag. 27).

In neuerer Zeit ist besonders Ramón y Cajal mit einer überzeugenden und ganz ausführlichen Begründung für die Existenz der Grundmembranen eingetreten. Ramón wendet sich speziell auch gegen van Gehuchten, welcher geltend gemacht hatte, dass man die angeblichen Membranen nicht von der Fläche her sehen könne. Diese Bemerkung gab auch mir sofort zu Bedenken Anlass, denn feine schwer färbbare Membranen verhalten sich mikroskopisch untersucht analog wie eine Scheibe aus gewöhnlichem Fensterglas: in der Aufsicht oder Durchsicht sind sie total transparent und können daher auch bei sorgfältiger Untersuchung dem Beobachter entgehen; betrachtet man aber eine solche Glasscheibe von der hohen Kante her, so wird die Glasmasse jetzt eine starke Färbung aufweisen, weil das Licht die Scheibe in der Richtung ihrer grössten Ausdehnung durchsetzt: so wird auch die Grundmembran unter analogen Umständen nur in der Profilansicht stark gefärbt hervortreten, während sie vielleicht in der Aufsicht nicht zu finden ist. Aber Ramón machte eben diese Beobachtung, dass man die Grundmembran unter Umständen nach Anwendung der Goldmethode sehr wohl von der Fläche her an ihrer Färbung erkennen kann.

Es ist nun gerade eben dies einer der springenden Punkte der bestehenden Kontroverse, dass man in sehr häufigen Fällen in der Profilansicht der Muskelfaser auf der Höhe von Z eine **kontinuierlich** durchlaufende Querlinie erhält: die Gegner der Grundmembran fassen diese aber nicht als den optischen Durchschnitt der Membran auf, sondern behaupten, dass die Querfadennetze erster Ordnung des Sarkoplasmas (Genaueres weiter unten!), welche allerdings während der Kontraktion und nach Einwirkung quellender Mittel in das Niveau des Streifens Z eintreten (d. h. sich diesem anlagern, vergl. Fig. 11), in der Profilansicht das Bild einer fortlaufenden Querlinie hervorrufen. Auf den ersten Anblick zwar scheint diese Argumentation plausibel zu sein; denn die genannten

zwischen den Muskelsäulchen befindlichen Querfadennetze sind durchaus in reinen Querebenen ausgebreitet und da sie in bestimmten Zuständen des Muskels mit dem Streifen Z zusammenfallen, so könnten sie möglicherweise bei der Betrachtung von der hohen Kante her sich in einen fortlaufenden Streifen projizieren. Allein dies ist nicht möglich; denn die Maschen der fraglichen Netze sind so gross, dass man im optischen Langschnitt des Muskels immer nur die optischen Schnittbilder der Netze erhalten würde (etwa wie bei den Schlussleistennetzen), also Punkte und Stückchen von Fäden, nie aber eine kontinuierlich fortlaufende Linie. Von Rollet und anderen wird allerdings bestimmt behauptet, dass man ausser den Schnittbildern der Netze auch noch ein undeutliches Bild der nicht genau im Fokus befindlichen Maschen erhielte, dass also ein Durchschimmern der Fäden aus der Tiefe her stattfinde und dass aus diesem Grunde die Linie Z für unseren Anblick kontinuierlich sei. Aber auch dies ist hinfällig; Ramón bringt die positive Angabe, dass man zwischen den Querschnitten der Fäden, welche zu dem Netz gehören, feine Verbindungsstreifen einer gefärbten Materie findet, welche letztere eben nichts anderes vorstellen kann, als die Masse der Grundmembran selbst. In betreff der weiteren Beweisführung Ramóns muss ich im übrigen leider auf das Original verweisen, da wir die Sache hier nicht zu weit ausspinnen können

Da Rollet, der die Krauseschen Grundmembranen leugnet, ausdrücklich sich auf das Durchschimmern der sogenannten Querfadennetze bezieht, so möchte ich hinzufügen, dass bei unseren heutigen exakten Instrumenten von einem Durchschimmern der Fäden aus der Tiefe in dem Umfange, wie er hier angenommen wird (man vergl. besonders die entsprechenden Abb. in [111] und [112]), nicht die Rede sein kann. Mikroskopische Gegenstände kommen, bei hohen Vergrösserungen wenigstens, sofort total aus dem Fokus, wenn das System auch nur um geringe Bruchteile von einem μ gehoben oder gesenkt wird; die Maschen der Querfadennetze haben aber viel zu bedeutende Dimensionen, als dass die nicht im Fokus befindlichen quer liegenden Fädchen die vermutete Wirkung auf das mikroskopische Bild in so vollständig durchgreifender Weise haben könnten. Ausserdem möchte ich darauf aufmerksam machen, dass die Auslegung von Rollet doch nur dann möglich ist, wenn wirklich die Fadennetze, wie dies bei der Kontraktion und gewöhnlich bei der Quellung der Faser in Salz- oder Ameisensäure statt hat, im Niveau von Z befindlich sind. Wenn sie dagegen an ihrem ursprünglichen Orte ober- und unterhalb von Z verharren, dann könnte auch der kontinuierliche Streifen Z der Profilansicht nach der Hypothese von Rollet nicht vorhanden sein. Vielmehr müssten wir den beiden getrennten Querfadennetzen entsprechend

zwei durchlaufende Streifen und dazwischen einen hellen Raum haben, welcher nur die diskontinuierliche Reihe der Fibrillenglieder Z (Z f) enthält. Es findet aber nach den eigenen Abbildungen von Rollet das Umgekehrte statt: wenn wir den Fall haben, dass beide Querfadennetze nebeneinander isoliert sichtbar sind, so treten sie lediglich als „Querkörnerreihen" hervor, also ohne dass ein fortlaufender Verbindungsstreif zwischen den Körnern eines jeden Horizontes sichtbar wäre; dazu existiert aber ausserdem noch in der Mitte zwischen beiden Körnerreihen der bewusste kontinuierliche Streifen Z, welcher dadurch seine Selbständigkeit beweist (Fig. 8). Diese Situation ist von Ramón y Cajal auch im Leben sehr hübsch beobachtet worden (Fig. 12).

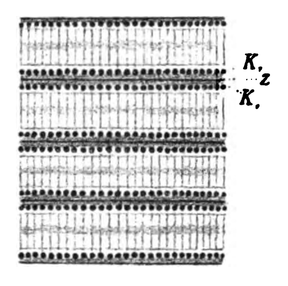


Fig. 8.

Muskelfaser von Staphylinus caesareus nach starker Säurewirkung. K_1 Körnerreihe I. Ordg. Nach Rollet [110]. Teil I. Taf. III. Fig. 17a.

Rollet fürchtet offenbar durch Anerkennung der Grundmembranen der fibrillären Struktur des Muskels zu nahe zu treten. Sicherlich würde der ausgezeichnete Gelehrte sich anders entschieden haben, wenn ihm seiner Zeit bekannt gewesen wäre, dass die senkrechte Schneidung protoplasmatischer Struktursysteme auch sonst vorkommt. Die Theorie der Fibrillärstruktur leidet indessen unter den Grundmembranen nicht. Auch ich bin gewillt, die „Fibrillen" als kontinuierliche Protoplasmafäden anzusehen und möchte im übrigen, um die Sache verständlich zu machen, in Übereinstimmung mit meinen eigenen Beobachtungen der Angelegenheit folgende Wendung geben. An Vanadiumhämatoxylinpräparaten sieht man vielfach eine gleichartige sepiabraune Totalfärbung der „Fibrillen" (Säulchen) der ganzen Länge nach, ohne Hervortreten des bei Anwendung anderer Färbmittel hell bleibenden Streifens J. Nur das Glied Z der Fibrillen tritt als dunkle Linie hervor und diese Linie setzt sich kontinuierlich durch die klare sarkoplasmatische Zwischensubstanz hindurch fort. Danach könnte man sagen, es sei Zf eine Querdifferenzierung der Fibrillen, welche indessen anschlussweise auf das Sarkoplasma mit übergeht. Ich hatte hier also eine „positive" Färbung des Strukturbildes (Färbung des fibrillären Apparates), aber nicht ausschliesslich eine solche, sondern überdies eine Färbung derjenigen Teile der Zwischensubstanz, welche genau den Horizonten Z entsprechen; das wären die Glieder Zs des Sarkoplasmas. Umgekehrt scheint es mir, als ob gerade Rollet bei „negativen" Goldfärbungen, bei Färbungen des Sarkoplasmas, häufig nicht allein dieses, sondern daneben auch die Glieder Zf der Fibrillen tingiert erhielt, also Teile der positiven Fibrillärstruktur. Dies glaube ich ganz besonders aus den Abbildungen

entnehmen zu müssen, welche Rollet von Fledermaus- und Seepferdchenmuskeln gegeben hat ([111 und 112]; vergl. auch oben über das Durchschimmern tieferer Teile pag. 56 f.).

Im übrigen sprechen viele Daten der Rolletschen Arbeiten nicht gegen, sondern für die Existenz der Grundmembranen. Rollet findet unter anderem, dass beim Scheibenzerfall von Käfermuskeln in Alkohol häufig fast der gesamte Inhalt des Muskelfaches (N + J + Q + J + N) aus dem Primitivbündel bei mechanischen Insulten herausfällt; es bleiben dann nur noch die Schichten Z bestehen, welche nach Art von Diaphragmen die zurückgebliebene röhrenförmige Hülse in eine Serie von Querschotten zerlegen (Fig. 9). Rollet meint, was hier die Glieder Z der Fibrillen in Form einer Schichte zusammenhielte, sei nur das Sarkoplasma; gewiss ist dies richtig, wenn wir diesen Ausdruck streng in seinem Sinne verstehen, nur ist hier das Sarkoplasma im Anschluss an die Glieder Z der Fibrillen fester differenziert und mit ihnen organisch verbunden. Wer würde auch sonst verstehen, dass gerade der grobe Diskus N + J + Q + J + N sich isoliert und aus dem Primitivbündel herausfällt, während die so überaus schmale Schichte Z wie eine feste Wand stehen bleibt. An anderer Stelle berichtet Rollet ([110], Teil II, pag. 33), dass bei teilweiser Maceration osmierter und vergoldeter Primitivbündel die Schichten Z „wie Rippen“ aus der angefressenen Fleischmasse herausstehen können. Ja wie wäre das möglich, wenn nicht die Schichte Z eine in sich gefestigte, kontinuierliche Scheibe wäre?

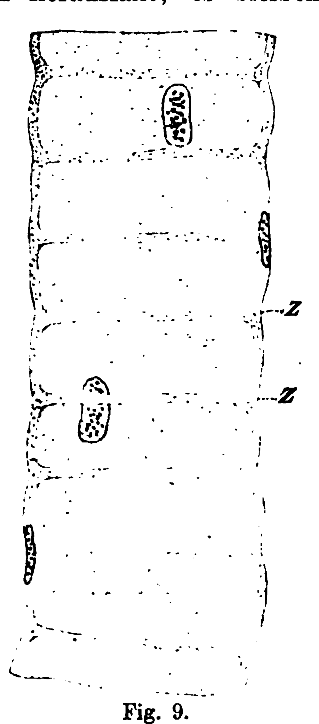


Fig. 9.

Leeres Sarkolemma eines in Scheiben zerfallenen Muskels von Scavabäus laticollis mit erhalten Streifen Z. Nach Rollet [110]. Teil I. Taf. I. Fig. 4.

Derartige Daten, welche beweisen, dass die Schichte Z einen erstaunlichen Grad von Kohäsion besitzt, welche eben nur auf ihre organische Kontinuität bezogen werden kann, sind in der Litteratur ungemein zahlreich. Man wird geradezu unausweichlich auf die Existenz einer zusammenhängenden Querdifferenzierung entsprechend diesem Horizonte geführt. Es wird erlaubt sein, hierfür noch einige weitere Belege beizubringen, und zwar citieren wir wiederum die an guten Beobachtungen so reiche Schrift Ramón y Cajals.

Untersucht man die Flügelmuskulatur der Insekten an Säurepräparaten, bei welchen die Substanz der Säulchen (Fibrillen) gequollen oder durch Maceration verloren gegangen ist, so findet man doch die Streifen Z der Säulchen erhalten, und zwar sind sie den breiten zwischen den Säulchen befindlichen sarkoplasmatischen Streifen organisch eingefügt (pag. 230); es lässt sich also zeigen, dass das Glied Zf seitlich mit dem Sarkoplasma zusammenhängt. In denselben Präparaten findet man isolierte Sarkoplasmastreifen, an welchen die Glieder Zf der Säulchen noch anhängen, ohne irgendwie zerbrochen oder gekrümmt zu sein. Sie besitzen eine gewisse elastische Steifheit, denn wenn man stark auf das Deckglas drückt, so geben sie wohl dem Druck nach, stellen aber ihre frühere ebene Gestalt sofort wieder her, sobald die von aussen wirkende Gewalt wieder nachgelassen hat. Ferner liegen auch hier, trotzdem die Säulchen der Flügelmuskulatur eine vergleichsweise hohe morphologische Selbständigkeit besitzen (da sie ja bei der frischen Präparation sofort auseinanderfallen), doch die Querstreifen durch die ganze Dicke der Muskelfaser hindurch auf sich entsprechenden Horizonten, sodass wiederum der Zusammenhang der Struktur in der Querrichtung bewiesen wird (pag. 257).

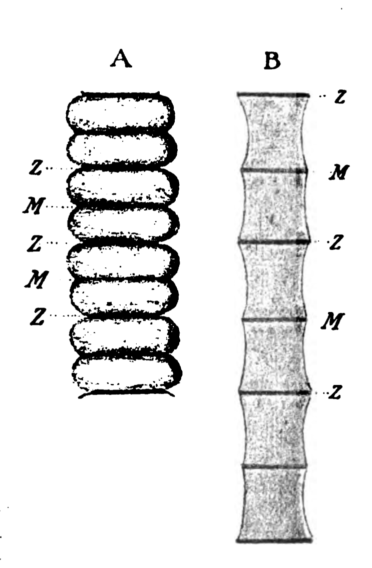


Fig. 10.

Thoraxfibrillen von Musca vomitoria. A mit Essigsäure, B mit Cuprum sulf. behandelt. Nach Merkel [86]. Fig. 8 und 9.

Dass bei Quellung der Säulchen und Primitivbündel in Säuren und Alkalien die Grundmembranen sich länger konservieren, dem macerierenden Mittel grösseren Widerstand entgegensetzen, als sämtliche anderen Teile des Muskelfaches, wird durch die übereinstimmenden Angaben wohl sämtlicher Autoren, die mit der Reagentienwirkung sich beschäftigt haben, verbürgt (Krause, Merkel, Engelmann, Frédéricq, Rollet, von Koelliker, Ramón u. a.). Das immer wieder und wieder beschriebene und gezeichnete Bild zeigt in dem Stadium, bevor (Fig. 10) die Aufquellung eine vollständige und damit auch in allen Teilen gleichmässige wird, dass der Streifen Q anfangs in der Quellung einen Vorsprung hat, daher er den Seitenkontur der Faser zunächst stark heraustreibt; ihm folgt der Streifen J, welcher hinter Q etwas zurückbleibt und auf dem Niveau von Z findet man sogar eine tiefe Einziehung oder Rinne, welche rings um

die Faser herumläuft.. (Nebenstehende Abbildung von Merkel wird dadurch komplizierter, dass in diesem Fall der Streifen M sich genau analog wie Z verhält, ein Effekt, der nur selten sich einstellt.) Handelt es sich um ein vollständiges Primitivbündel mit Sarkolemm, so bleibt letzteres in der Tiefe aller Einziehungen, welche Z entsprechen, haften, und es bilden sich so im optischen Längsschnitt der Faser eine Reihe von Arkaden („Festons“), deren Fusspunkte also mit der Peripherie von Z zusammenfallen. Man kann diese Erscheinung als die „typische Faltenbildung des Sarkolemms“ bezeichnen.

Ganz dieselben Dinge sind durch die ganze Reihe der Autoren hindurch bei den stärkeren Graden der Kontraktion beobachtet worden (siehe oben die Abb. von Amici, Fig. 6); bei der Kontraktion haben wir nämlich ähnliche Verhältnisse wie bei der Quellung: die Faser verkürzt und verdickt sich, der Streifen Q wölbt sich seitlich am meisten hervor und das Sarkolemm wird durch den Widerstand der weniger ausdehnungsfähigen Grundmembran derart fixiert, dass sich die „Festons“, eigentlich Querfalten oder Querrunzeln des Sarkolemms, bilden.

Dehnung des Primitivbündels oder schrumpfende Mittel bringen an der Grundmembran eine Wirkung hervor, welche dem Verhalten bei der Kontraktion oder Quellung genau entgegengesetzt ist (Merkel, Engelmann): man findet, dass die Substanz des Muskelfaches von der Peripherie her einsinkt, die Grundmembran aber, wegen ihrer Resistenz, an der Oberfläche am meisten hervortritt (Fig. 10b). So bildet sich im Umfang der Faser auf der Höhe von Z ein Ringwall oder eine scharf hervortretende Kante. Bei starker Dehnung der Faser kann die Grundmembran infolge des beträchtlichen Seitendruckes Falten werfen (Engelmann). Ihre Festigkeit ermöglicht unter Umständen sogar ihre mechanische Isolation (Engelmann, von Koelliker bei Thoraxfibrillen).

Die besprochenen Erscheinungen schliessen den Nachweis der Grundmembran in sich ein. Auch solche Autoren, wie Retzius und Rutherford, welche für einen völlig isolierten Verlauf der Fibrillen eintreten, erkennen an, dass bei der Zerzupfung der Primitivbündel eine stärkere gegenseitige Haftung der Fibrillen (Säulchen) auf der Höhe von Z wahrnehmbar wird. Die Erscheinungen bei der Kontraktion machen dann ferner in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Grundmembran nur passiv dehnbar ist, also die Fähigkeit der aktiven Verkürzung und Verbreiterung nicht besitzt (Ranvier). Denn wenn der Querschnitt der Faser zunimmt, so bleibt der Horizont von Z um Einiges zurück; es müssen also die in seitlicher Richtung vorquellenden mittleren Teile des Muskelfaches an der Grundmembran eine Zugwirkung in radiärer

Richtung ausüben. Dies stimmt mit der Vorstellung zusammen, dass die Fibrillen einerseits, die Streifen Z andererseits in mechanischer Hinsicht auf die wohlbekannten Kurven der maximalen Pressung und Zerrung, wie sie vom Knochensystem her jedem geläufig sind, bezogen werden müssen.

Weiterhin ist es überaus auffallend, dass das Sarkolemm bei der Kontraktion der Querrunzelung des Primitivbündels folgt; es muss hierbei das Sarkolemm infolge bedeutender Oberflächenvergrösserung in starke Spannung geraten und trotzdem haftet es in den Tiefen der queren Einziehungen, welche dem Niveau von Z entsprechen. Es muss daher das Sarkolemm mit der Peripherie der Grundmembran in festerer Vereinigung stehen, und es muss wiederum auch die Grundmembran in sich kontinuierlich sein, sonst könnte diese Erscheinung garnicht statthaben. Die Adhäsion der Schichte Z am Sarkolemm wurde schon von Flögel vermutet, von Engelmann aber bereits als sicher hingestellt. Dies Verhältnis ist jedoch, wie Wagener auseinandersetzt ([138], pag. 519), nur so zu verstehen, dass das Sarkolemm dem Ursprunge nach eine Differenzierung der oberflächlichen Plasmaschichten der Faser ist. Wenn daher die Differentiation der Grundmembran quer durch Fibrillen, Säulchen und Sarkoplasma hindurchgeht, so ist ihre indirekte Verknüpfung mit dem Sarkolemm eo ipso gegeben. Das Zustandekommen der oben geschilderten Erscheinungen, die Arkadenbildung, kann somit auch nur dann statthaben, wenn die Plasmaschicht unterhalb des Sarkolemms eine geringe ist. Ist sie aber beträchtlich, so ist ein festerer Zusammenhang zwischen Z und dem Sarkolemm nicht nachweisbar (Engelmann, Wagener).

Schliesslich will ich zur Bekräftigung des Gesagten noch über eine Reihe eigener Beobachtungen berichten, welche die direkte Wahrnehmung der Grundmembran betreffen.

Meiner Meinung nach ist es keineswegs schwierig, die Grundmembran zu fixieren und zu färben. Dass dies bisher noch nicht so häufig in befriedigender Weise gelang, hat darin seinen Grund, dass trotz der riesigen Litteratur über den Muskel doch verhältnismässig nur wenige Arbeiten von feinen Schnitten und systematischen Plasmafärbungen, wie wir sie in der Cellularhistologie täglich anwenden, Gebrauch gemacht haben. Ausserdem haben einige überaus hervorragende Autoren (von Koelliker, Rollet, Retzius) in dem Bestreben gegenüber Anfechtungen aller Art die Fibrillärstruktur des Muskels zu retten, die Querverbindungen nicht zugeben wollen, obwohl, bei Licht betrachtet, diese der Fibrillärstruktur keinen Eintrag thun. Dass die Linie Z einem Häutchen entspricht, welches quer durch die ganze Faser hindurchgeht (mit eventuellen Unterbrechungen an den Stellen der Kernsäulen oder grösserer Plasma-

ansammlungen), ist mir persönlich seit einem Decennium bekannt. Die in der Profilansicht durchlaufende Linie Z sieht man z. B. oftmals an den mit Biondischer Lösung gefärbten Präparaten. Neuerdings habe ich die Krausesche Membran mehrfach mit Eisenhämatoxylin tintenschwarz gefärbt erhalten und mich mit dem Apochromaten an den wenige μ dicken Schnitten überzeugt, dass man bei jeder Einstellung des Fokus einen reinen optischen Querschnitt der Membran erhält. Solche Präparate besitze ich zur Zeit von den Beinmuskeln des Hirschkäfers und vom menschlichen Herzen, bei welchem die durchgehenden Quermembranen neulich auch von Mac Callum aufgefunden wurden. Ferner besitze ich Präparate von M. cricoarytaenoideus posticus des Menschen, mit Eisenhämatoxylin und Rubin gefärbt, welche die Glieder Q schwarz, die Z als purpurrote Querlinien zeigen, wobei die Fibrillenglieder von Z als Körner hervortreten, wie das so viele Beobachter beschrieben haben (Amici, Brücke, Flögel, Engelmann, Frédéricq, Retzius, Rollet u. a.). Schliesslich besitze ich die schon oben erwähnten Vanadiumhämatoxylinpräparate — von Tritonlarven —, welche zwar feine, aber ganz gute Bilder der Krauseschen Membranen liefern.

(8 a, γ.) Zusammenfassung betreffend Z und Aufgaben der weiteren Untersuchung:

1. Physiologische, morphologische, mechanische und genetische Gesichtspunkte lassen von vornherein auf die Existenz von Querverbindungen der Fibrillen (Säulchen) schliessen.

2. Beobachtet wurden durchlaufende Quermembranen auf der Höhe von Z durch Amici, Krause, Flögel, Ramón, Mac Callum und zuletzt durch mich.

3. Die Erscheinungen bei Wirkung quellender, macerierender und schrumpfender Mittel sprechen dringend zu Gunsten der Quermembranen; umgekehrt giebt es keinerlei Thatsachen, welche gegen ihr Vorhandensein sprechen.

4. Die Quermembranen zerfallen in zweierlei Abschnitte:

a) Sie enthalten Körner, welche als Glieder zu den Fibrillen gehören (Zf); diese Körner sind doppelt brechend (Brücke).

b) Der Rest kann eventuell im Sinne des alten Muskelschemas als eine Differentiation des Sarkoplasmas (Zs) auf der Höhe von Zf betrachtet werden.

5. Die Quermembranen haften durch Vermittelung des Sarkoplasmas am Sarkolemm.

6. Die Quermembranen besitzen eine erhebliche Resistenz; sie entfalten bei der Kontraktion wahrscheinlich keine aktive Thätigkeit, sondern

erfahren nur eine passive Dehnung. Sie entsprechen den Kurven der stärksten Zugwirkungen der Spongiosastruktur.

Von weiteren Untersuchungen sind vorläufig erhebliche neue Daten nicht zu erwarten. Da indessen die Krauseschen Membranen bisher nur von wenigen Forschern direkt anerkannt worden sind, so würde es sich verlohnen bei einigen viel bearbeiteten Untersuchungsobjekten (Arthropodenmuskeln, etwa Astacus, Hydrophilus oder Dytiscus, Musca) die Membranen mit Hilfe dünner Schnitte und entsprechender Färbung von neuem darzustellen. Da die durch Säurezerfall isolierten Scheiben, wie es scheint, allein durch die Grundmembranen in sich zusammengehalten werden (Krause), so wären Versuche angezeigt, die Membranen innerhalb der Scheiben so stark zu färben, dass sie auch im Flächenbilde gut zum Vorschein kommen.

(8b, α.) Bezüglich der sogenannten Mittelscheibe kann ich mich wesentlich kürzer fassen. Die Nachrichten über sie sind nicht gerade sehr zahlreich; ausserdem haben offenbar bezüglich ihrer sehr zahlreiche Verwechslungen stattgefunden, welche für jetzt noch garnicht richtig beurteilt werden können. Überschlage ich alles, was ich in der Litteratur darüber gefunden und das Wenige, was ich selber davon gesehen habe, so kann ich meiner Meinung nur dahin Ausdruck geben, dass der Streifen M eine Wiederholung von Z ist, aber in sehr viel feinerer Art.

Bekanntlich wurde der in Rede stehende Streifen von Hensen entdeckt (1868), aber erst von Merkel (1872), wie mir scheint, zum erstenmale genauer beschrieben und abgebildet. Danach ist der Streif eine sehr feine dunkle Linie, welche sich gegenüber Reagentien im grossen und ganzen wie Z verhält, nur dass die charakteristischen Erscheinungen in geringerem Grade ausgeprägt sind (vergl. auch Fig. 10). Nach Nasse ([95], pag. 64 f) kommt die Mittelscheibe ausser bei Vertebraten und Arthropoden auch bei Sagitta vor. Im frischen Zustande ist, wie von Merkel und Nasse zugegeben wird, die Mittelscheibe kaum zu sehen; sie tritt erst nach Reagentienwirkung deutlicher hervor. Meine eigenen Beobachtungen beziehen sich auf die schon mehrfach erwähnten Vanadiumhämatoxylinpräparate; hier erscheint sie wie Z, als vollkommen durchlaufender also auch die sarkoplasmatischen Interstitien überquerender feiner Streif. Daher ist meine Meinung die, dass der Streif eine Wiederholung von Z ist, nur in feinerer Art, womit namentlich die Beobachtungen von Merkel durchaus übereinstimmen.

Was die Verwechselungen angeht, von denen schon andeutungsweise die Rede war, so sind diese dadurch zu stande gekommen, dass die Autoren die Neigung hatten jegliche dunkle oder helle Linie, welche

sich in der Mitte von Q präsentierte, als „Hensenschen Streifen" zu bezeichnen. Schon van Gehuchten hat sich bemüht, Klarheit in dieser Sache zu schaffen; ich meinerseits bin zu folgenden Resultaten gekommen.

a) Häufig ist die Aufhellungszone Qh zu beiden Seiten der Mittelscheibe als Hensenscher Streifen bezeichnet worden; hierauf hat schon Merkel ([87], pag. 652) seiner Zeit aufmerksam gemacht gegenüber Engelmann (vergl. bei diesem [27], Teil I die Figg. 5 bis 8 mit den Figg. 22 und 26). Eben diese Verwechselung findet sich durch die Rolletschen Schriften hindurch, auch früher schon bei Flögel, während Frédéricq die Aufhellungszone wohl beobachtet hat, aber schon sagt, dass diese schlecht begrenzt sei und sich nicht decke mit der Beschreibung anderer Autoren, welche von einer scharf begrenzten „Mittelscheibe" gesprochen haben ([39], pag. 45). Rollet bildet unter anderem an zwei verschiedenen Stellen Muskelfasern eben desselben Käfers ab, das eine Mal untersucht in gewöhnlichem, das andere Mal untersucht in polarisiertem Lichte. Die erste Abbildung zeigt nur Qh, bei der letzteren hingegen tritt Qh nicht hervor, da das ganze Q doppelt brechend ist, wohl aber begrenzt sich M als scharfer, feiner, dunkler Streifen; trotz der augenfälligen Widersprüche wird das eine Mal Qh, das andere Mal M als Hensenscher Streifen bezeichnet (vergl. Rollet [110], Teil I, Taf. I Fig. 3 mit [113], Fig. 3).

b) Die Mittelscheibe teilt Q in zwei seitliche Hälften. Es scheint nun, dass bei sehr starker Extension der Faser die beiden Hälften Q auseinanderweichen können, so dass ein heller Streifen entsteht (Nasse [95], pag. 65, Schäfer [121], pag. 39), der nicht mit der Mittelscheibe verwechselt werden darf.

c) Wie der Streifen Z häufig mit den sogen. Querfadennetzen I. Ordnung zusammengeworfen wurde, so ist wahrscheinlich auch der Streif M öfter in der Wahrnehmung mit den Querfadennetzen II. Ordnung verschmolzen worden.

d) Während der Kontraktion tritt, wie aus der Litteratur hervorgeht und wie ich auch selbst mehrfach beobachtet habe, häufig an Fasern, bei denen im erschlafften Zustande M nicht zu sehen ist, an der Stelle dieses Streifens eine auffallende dunkle Linie hervor (bei Rollet: m). Diese Linie scheint in einer äusseren Analogie zu stehen zu der dunklen Querscheibe, die sich auf der Höhe von Z während der Kontraktion ausbildet („Kontraktionsscheibe", „Kontraktionsstreifen"), nur wäre sie von grösserer Zartheit; auf jeden Fall ist sie nicht schlechtweg identisch mit der Mittelscheibe von Hensen und Merkel, obwohl letztere in dem ersteren Streifen

mit enthalten sein mag. Ist meine Vermutung richtig, so gilt für den Streifen m von Rollet die nämliche komplizierte Fragestellung, wie für den „Kontraktionsstreifen".

Nach Nasse ist die Mittelscheibe (gerade so wie Z und in demselben Sinne) während der Ruhe und Kontraktion unveränderlich. Merkel, Frédéricq, Hensen und Rollet halten M für isotrop, Engelmann für anisotrop. Nasse erklärt die Mittelscheibe für schwach anisotrop; letzteres hat viel für sich wegen der Analogie mit Z: es muss nämlich, da Q stark doppelt brechend ist, M bei schwacher Doppeltbrechung auf dem hellen Grunde von Q dunkel erscheinen, weswegen die übrigen Autoren den Streifen für einfach brechend hielten.

(8b, β.) Zusammenfassung betreffend M und Aufgaben der weiteren Untersuchung:

1. Nach einer eigenen Beobachtung entspricht die Linie M einer durchlaufenden Membran, analog der Krauseschen Membran, doch ist sie um ein Erhebliches feiner und zarter als diese.

2. An dieser „Mittelmembran" kann man die Glieder oder Teilabschnitte Ms und Mf unterscheiden. Erstere sind ohne Frage leicht zerstörbar, da sie auch an hinreichend gefärbten Präparaten oft nicht zum Vorschein kommen. Die Glieder Mf der Fibrillen, wo sie ihrer Art nach richtig erkannt und nicht mit Erscheinungen anderer Art verwechselt wurden, verhielten sich in allen Beziehungen sehr ähnlich den Gliedern Zf der Grundmembranen.

Da von der Mittelmembran bisher nur sehr wenig bekannt geworden ist, so wäre es im höchsten Masse wünschenswert, wenn die Verhältnisse derselben einer erneuten Untersuchung während des Ruhezustandes und während der Kontraktion unterzogen würden. In technischer Hinsicht möchte ich als Tinktionsmittel das Vanadiumhämatoxylin empfehlen.

Ferner erlaube ich mir folgendes hinzuzufügen. Es liegt die Wahrscheinlichkeit vor, dass ausser der Grund- und der Mittelmembran noch eine dritte durchlaufende Quermembran ähnlicher Art, die abermals feiner ist als die ersteren beiden, wirklich vorhanden ist. Es hat nämlich Tourneux in der Flügelmuskulatur von Dytiscus einen neuen Streifen gefunden, welcher möglicherweise zu den Querfadennetzen III. Ordnung in demselben topographischen Verhältnisse steht, wie die Grund- und Mittelmembran zu den Querfadennetzen erster und zweiter Ordnung. Bei Tourneux heisst der Streifen „cloison limitante"; er liegt innerhalb von J, nicht genau in der Mitte, dem freien Rande von Q etwas genähert. Vielleicht ist es derselbe Streif,

den Ramón schon vor Tourneux gesehen und beschrieben hatte (vergl. hier Fig. 13 und deren Erklärung).

(9.) Ich komme nun dazu, einige wenige Beobachtungen über „Längsverbindungen der Fibrillen“ mitzuteilen. Bisher hatten wir gezeigt, dass nach Ausweis der vorhandenen Litteratur der Muskel eine parallelfaserige Struktur besitzt und dass durch diese von Stelle zu Stelle Quermembranen hindurchgezogen sind. Eine solche Strukturform würde so ziemlich ohne Analogie dastehen (falls man nicht auf gewisse Specialitäten der Spongiosaarchitektur reflektieren will) und müsste bei reiflicher Erwägung unser Befremden erregen. Es ergeben sich nun aber Anhaltspunkte dafür, dass die Fibrillen und Säulchen durchgehends der Länge nach unter einander vermittelst überaus feiner Häutchen verbunden sind, so dass hierdurch jenes System von Fibrillen und Querböden in ein Wabensystem spezifischer Art umgewandelt werden würde.

Dass die quergestreifte Muskelsubstanz ein Wabensystem bilde, hat Bütschli schon behauptet, doch stehen seine Auseinandersetzungen so ziemlich ausser Zusammenhang mit der vorausgegangenen Litteratur; daher lasse ich einstweilen meine eigenen Beobachtungen folgen, welche, indem sie das vorhandene Wissen zur Basis nehmen, nur kleine Ergänzungen desselben vorstellen.

a) Beobachtet man einen in Eisenhämatoxylin gefärbten Muskelquerschnitt, in welchem die Fibrillen (Säulchen) intentiv schwarz tingiert sind, so sind alle die feinen Felderchen und Punkte, welche in ihrer Gesamtheit den Querschnitt der kontraktilen Substanz vorstellen, durch sehr feine Fädchen der Art verbunden, dass dadurch jedes Feldchen einen sternförmigen Habitus bekommt. Dies ist eine Beobachtung, die man auf einem Querschnitt durch die Stammmuskulatur der Tritonen sehr leicht machen kann. Wechselt man die Höhe des Fokus, so stellt sich heraus, dass die Fädchen nur in einem ganz bestimmten Horizonte zu liegen scheinen, aber die topographische Bestimmung der betreffenden Querschnittsebene gelang mir nicht. Meiner Vermutung nach würden die Querfädchen innerhalb der Krauseschen Grundmembran liegen und auf diese Weise stärkere Verbindungszüge der Fibrillen (Säulchen) vorstellen. Die ganze Erscheinung glaube ich hypothetisch so erklären zu dürfen, dass die besprochenen Querfädchen zwischen den Fibrillen (Säulchen) befindlichen Längslamellen entsprechen, welche allerdings im übrigen unsichtbar sind, sich aber dadurch bemerklich machen, dass sie an jenen Stellen, wo sie mit den verhältnismässig derben Krauseschen Membranen zusammenstossen, eine Verdickung derselben hervorrufen.

Mit anderen Worten, es würde sich um Wabenkanten im Sinne Bütschlis handeln. Ähnliche Beobachtungen, welche mit den meinigen wenigstens teilweise übereinstimmen, hat bisher nur Mac Callum gebracht.

b) Von grösserem Gewicht für die Frage der Längsverbindungen sind die folgenden merkwürdigen Färbungseffekte, denen ich, mangels Zeit, leider noch nicht näher nachgehen konnte. Mir liegt ein mit Eisenhämatoxylin gefärbter Längsschnitt menschlicher Herzmuskelfasern vor mit totaler Färbung der Krauseschen Membranen und der Fibrillen (bezw. Färbung der Glieder Q und Z). Das Präparat ist scharf und rein und besitzt jene eminente Deutlichkeit, die den Eisenhämatoxylinpräparaten überhaupt eigen ist; es zeigt die folgenden neuen Erscheinungen.

Der Farbstoff hat sich an gewissen eng umschriebenen Stellen des Präparates bei der Differenzierung nicht extrahieren lassen und erscheinen deswegen hier und dort im Gesichtsfelde schwarz gefärbte Felder, welche eine durch die Muskelstruktur bedingte regelmässig umrissene Form aufweisen. Diese Felder entsprechen nämlich ad I kleineren oder grösseren Teilstücken der Muskelfächer; in diesem Falle schaltet sich quer durch das Fibrillenbündel hindurchgehend ein breiter, bandartiger schwarzer Streifen ein, welcher in der Richtung aufwärts und abwärts je mit der nächst benachbarten Linie Z haarscharf abschneidet, rechts und links bald nah, bald fern durch eine bestimmte Fibrille (Säulchen) sich begrenzt. Ad II entsprechen ähnliche gleichartig schwarz gefärbte Felder oder Bänder indem sie diesmal der Faserrichtung folgen, dem Abstand zweier Fibrillen (Säulchen), indem die Farbmasse den zwischen ihnen befindlichen Raum zudeckt; auch in diesem Falle hört das geschwärzte Feld in der Richtung auf- und abwärts plötzlich mit irgend einer Linie Z wie abgeschnitten auf. Wir haben also in dem Präparate kurz ausgedrückt vereinzelte, rektanguläre farberfüllte Felder von verschiedener Ausdehnung, welche entweder in der Quere den Muskelfächern oder in der Länge den Fibrillen und deren Zwischenräumen folgen.

Diese Bilder ziehen zwei Schlussfolgerungen nach sich, nämlich dass erstlich die Grundmembranen in der That kontinuierlich durch den Muskelquerschnitt hindurchlaufen, und dass deswegen die überfärbten Felder sich mit diesem Streifen (Z) begrenzen, und zweitens, dass zwischen den Fibrillen (Säulchen) Längssepten vorhanden sind, welche den Zwischenraum zwischen zwei Streifen Z oder das Krausesche Muskelfach in einzelne Kompartimente — Waben — abgliedern: einzelne in der Quere und in der Länge der Fasermasse sich hinziehende Wabenreihen, die beim Schneiden des Präparates uneröffnet blieben, haben während der Differentiation des Präparates die Auswaschungsflüssigkeit nicht ein-

dringen lassen und so erscheinen sie nun wie mit Farbstoff injiziert. Eine andere Erklärung scheint uns nicht möglich zu sein.

Ich habe es, wie ich glaube, der in den Bütschlischen Schriften enthaltenen Anregung zu danken, wenn ich hier auf die schwer nachweisbare Wabenform der Struktur gestossen bin. Indessen lassen sich die Abbildungen und Beschreibungen, welche Bütschli und Schewiakoff von der Wabenstruktur der Muskelsubstanz gegeben haben, weder mit den bisher bekannt gewordenen und so gut begründeten Thatsachen der Muskelstruktur zur Deckung bringen, noch auch fallen sie mit meinen Beobachtungen zusammen. Denn soweit ich irgend urteilen kann, liegt die spezifische Substanz der Fibrillen in den Wänden der vermuteten Waben, während nach jenen Autoren diese Materie innerhalb der Waben liegt. In Bezug auf diese Differenz stimmen meine Beobachtungen mehr mit denen Mac Callums überein, dessen Arbeit (von 1897) mir zuletzt noch in die Hände gekommen ist. Dieser Autor findet in den Herzmuskelzellen ein Wabenwerk, in dessen Wänden die Muskelsäulchen dahinziehen; ich meine, dass Mac Callum einen Teil der Wahrheit getroffen hat, jedoch fehlt in seiner Strukturhypothese die Erkenntnis der genetischen Bedeutung der Cohnheimschen Felderung und der wahren Natur der Muskelfibrille, welche ohne Zweifel bei der Wabentheorie mit in Rechnung gezogen werden muss.

(10.) Kombination der Erfahrungen aus dem ersten und zweiten Abschnitt. Theorie der Muskelstruktur.

Ich will hier ganz kurz eine theoretische Vermutung über die Bedeutung der Muskelstruktur aussprechen. Es war im ersten Abschnitte mit guten Gründen auseinandergesetzt worden, dass aller Wahrscheinlichkeit nach jene linearen Anordnungen der kontraktilen Moleküle, welche von den Physiologen den Theorien der Muskelthätigkeit zu Grunde gelegt werden und auch notwendigerweise zu Grunde gelegt werden müssen, die einzig wirklichen „fibrillären Einheiten“ sind, und dass diese, indem sie sich zu Bündeln verschiedener Ordnung gruppieren, das ausmachen, was wir histologische „Fibrillen“ und Säulchen nennen. Es konnte diese Anschauung von der Sache aus gewissen charakteristischen Muskelquerschnitten abgeleitet werden, welche eine vielfache Unter- und Überordnung der Cohnheimschen Felder zeigen, wobei nach der Grenze des Kleinen hin das letzte Glied der Felderung histologisch nicht mehr genau bestimmbar ist; dieses letzte Querschnittselement liess sich nur durch eine logische Schlussfolge als der Querschnitt der Molekularfibrille (Inotagmenreihe) bestimmen.

Meiner Meinung nach entsprechen nun

ad I. Die faserförmigen Differenzierungen der Muskelsubstanz der Kontraktilität mit allen jenen Ansprüchen, welche diese im Gefolge hat (Spannung in der Längsrichtung).

ad II entsprechen die Grund- und Mittelmembranen im allgemeinen den mechanischen Bedingungen der Querspannung bei der Kontraktion, sowie der Aufrechterhaltung der Lage der Teile.

ad III würde das Bild der Cohnheimschen Felderung mit seiner inneren Sonderung der spezifischen Form des Dickenwachstums, der Entwickelung vom Feineren zum Gröberen, in letzter Linie der Vermehrung der kleinsten lebenden Teilchen durch Assimilation, Wachstum und Spaltung entsprechen.

ad IV schliesslich würde die Wabenform der Struktur, wenn sie sich als sicher herausstellt, nichts anderes sein als der spezifische Modus, die Bedingung oder die Hülfskonstruktion, ohne welche eine Struktur mit typisch längs- und quergerichteten Differenzierungen nicht entwickelt werden kann.

Dieser letztere Punkt bedarf noch einer kurzen Erörterung. Vergleichen wir die Architektur des Muskels mit einem Gebäude, so können wir letzteres nach verschiedenen Richtungen hin untersuchen und zwar in der Reihenfolge, wie oben aufgezählt.

ad I mit Bezug auf die Leistung, die wir ihm zumuten, also in Bezug auf die Zahl der Zimmer, ihre gegenseitige Anordnung und ihre Gebrauchsfähigkeit.

ad II mit Bezug auf die mechanische Tüchtigkeit, im Sinne der Baupolizei, ob der Bau auch den physikalischen Gesetzen der Architektonik entspricht.

ad III und IV mit Bezug auf die Entstehungsgeschichte, was für Hülfsmittel nötig gewesen sind, um einen derartigen Bau aufzuführen, was für Hülfskonstruktionen seiner Zeit benutzt wurden und noch nötig sein würden, wenn man eventuell den Bau vergrössern oder reparieren will.

Aber der Vergleich hinkt! Denn ist das Haus fertig, so reisst man die Hülfskonstruktionen, d. h. die Gerüste, Leerbögen, Versteifungen herunter. Beim Muskel dagegen bleibt die Wabenform, welche, wie es scheint, der Möglichkeit der Entwickelung diente, bestehen; weil die Entwickelungs- und Reparaturfähigkeit des Muskels in jedem gegebenen Momente vorhanden sein muss.

Mithin sind drei Gesichtspunkte bei der Untersuchung und Betrachtung der Muskelstruktur in Anwendung zu bringen: der physiologische,

der architektonische und der genetische, und dieser dreifachen Seite der Betrachtung glauben wir in Obigem gerecht geworden zu sein.

Kombiniert man die oben gegebene Theorie der Entwickelung der „histologischen" Fibrillen mit der Wabentheorie, so ergiebt sich, dass Waben und Fibrillen gleichzeitig entstehen müssen und beide zuerst auf molekularem Gebiete vorgebildet sind, dass beide später erst durch allmähliches Wachstum die Grenze des mikroskopisch Sichtbaren überschreiten.

III. Kapitel: Das Sarkoplasma.

(11.) Die Säulchen werden durchgehends von einer Zwischensubstanz getrennt, dem heute sogenannten Sarkoplasma. Nachdem schon Dobie die Existenz einer besonderen interfibrillären Substanz behauptet hatte (1849), widmete von Koelliker dieser seine besondere Aufmerksamkeit. In seiner berühmten „Mikroskopischen Anatomie" kommt der Autor zum erstenmal genauer auf die Zwischensubstanz zu sprechen (1850, pag. 200 und 204); ferner hat er einige Jahre später ([62], 1857) bezugnehmend auf eine Schrift Leydigs, der ein Kanal- und Lückensystem innerhalb des getrockneten Primitivbündels beschrieben hatte, einen ausführlicheren Bericht über das Verhalten der interstitiellen Substanz (beim Froschmuskel) gegeben. Von Koelliker findet im Primitivbündel zweierlei Substanzen, nämlich erstlich die kontraktile quer- und längsstreifige Substanz und zweitens, ausser den Kernen und den sie umgebenden grösseren Plasmaansammlungen, eine interstitielle Substanz, welche in langen linienförmigen Zügen geordnete Körnchen enthält und mit der Materie in der Umgebung der Kerne zusammenhängt. Besonders genau wurden die „interstitiellen Körnchen" untersucht; es seien dies kleine, blasse Gebilde, welche sich durch ihren Widerstand gegen Kalilauge, Essigsäure, Wasser, Alkohol und Äther auszeichnen. Das Leydigsche Lückensystem entspricht den vertrockneten Kernen samt den daran anschliessenden interstitiellen Körnerzügen. Die bekannten Fettkörnchen des Froschmuskels entstehen durch Metamorphose aus den interstitiellen Körnern.

Diese interstitiellen Körnchen sind bald sehr bekannt geworden, da sie leicht zu beobachten sind. von Koelliker kam in seiner Veröffentlichung über die Muskelsäulchen (1866) noch einmal auf den Gegenstand zurück und gab jetzt hinsichtlich des Topographischen die genauere Bestimmung, dass die körnige Masse hauptsächlich zwischen den Säulchen gelegen ist[1]). Nachdem dann Gerlach durch Vergoldung eigenartige

1) **Von Koelliker (1888, [64] pag. 11), Ramón (pag. 288 ff) und viele andere**

Bilder der Primitivbündel gewonnen hatte, denen er indessen eine nähere Deutung nicht zu geben vermochte, zeigte Biedermann (1876) mit vollständiger Klarheit, dass die Vergoldungsmethode geeignet ist, die Zwischensubstanz der Säulchen in stärkerer Weise zu färben; auch beschreibt er ausdrücklich, dass man auf dem Querschnitt des vergoldeten Muskels das Bild der Cohnheimschen Felderung erhält, da nämlich die Felder selbst blass bleiben, das umsäumende Liniensystem dagegen stark gefärbt wird. Diese Beobachtung bestätigte Gerlach kurze Zeit darauf (1877).

Wurden so schon seit den 50er Jahren hauptsächlich durch von Koellikers Betreiben allerhand Kenntnisse über die interstitielle Materie aufgesammelt, so datiert doch die genauere Untersuchung der Struktur des Sarkoplasmas erst seit der grundlegenden Arbeit von Retzius aus dem Jahre 1881. Dieser Forscher hatte allerdings auf seinem Gebiete schon einen Vorgänger in Thin; doch sind die einschlägigen Untersuchungen dieses Autors noch unvollkommen, hatten auch auf die nachfolgende Litteratur kaum irgend welche Einwirkung, da die betreffenden Schriften auch an grösseren Plätzen nur schwer erhältlich sein werden. Ich gehe nun sofort auf die Schrift von Retzius näher ein, bemerke aber vorher, dass ich in diesem Berichte auf die gröberen Plasmaansammlungen, wie man sie im Umfang der Kerne und unter dem Sarkolemm findet, keine Rücksicht nehme. Das gelegentliche Vorkommen, die Lage und die Ausbreitung mächtigerer Protoplasmalager des Primitivbündels näher zu beschreiben, ist Sache der deskriptiven Histologie; unter Sarkoplasma im engeren Sinne verstehen wir ausschliesslich jene plasmatische Materie, welche als Schaltsubstanz in geringen Mengen zwischen die Säulchen (Fibrillen?) eingezwängt ist. Findet man grobe Plasmamassen im Muskel, so zeigen diese eine eigene fädig-netzige Struktur, deren Erörterung nicht hierher gehört.

(12.) Retzius untersuchte die Beinmuskeln von Dytiscus nach Vergoldung. Wir erinnern daran, dass wir oben schon einen Primitivbündelquerschnitt nach Retzius abgebildet haben. Danach ist der Muskel radiär gebaut und existieren ein oder mehrere Kernsäulen im Inneren. Im übrigen ist für diese Goldpräparate wohl zu beachten, dass bei der Reduktion mittelst Ameisensäure die fibrilläre Masse so stark quillt, dass die Streifen Q und J der Profilansicht ununterscheidbar werden (Fig. 11).

---

haben besondere Beschreibungen der auffallend grossen und resistenten Körner im Sarkoplasma der Flügelmuskulatur bei Insekten gegeben. Da es sich hier lediglich um einen interessanten Spezialfall handelt, so müssen wir davon absehen, in diesem allgemeinen Bericht auf die Sache näher einzugehen.

Was nach der Verquellung der kontraktilen Teile übrig bleibt, zeigt nach Retzius in der Längsansicht folgendes Bild von ausgezeichneter Regelmässigkeit und Schönheit.

Man gewahrt zahllose, ungefähr gleich grosse, scharf konturierte, purpurrot gefärbte Körner, welche sowohl der Quere als der Länge nach in ganz bestimmten regelrechten Reihen und in gewissen Entfernungen voneinander sich befinden.

(pag. 3 f.) „In der Längenrichtung sind die Körner gewöhnlich von einander etwas weiter entfernt als in der Querrichtung, wodurch die Muskelfasern als in kleine, der Längenachse parallele, rektanguläre Felder geteilt erscheinen." „Wenn man das ganze Präparat durchmustert, findet man übrigens, dass im allgemeinen jede zweite Querreihe etwas kräftiger hervortritt und sich deswegen scheinbar wie ein körniger Streifen ausnimmt."

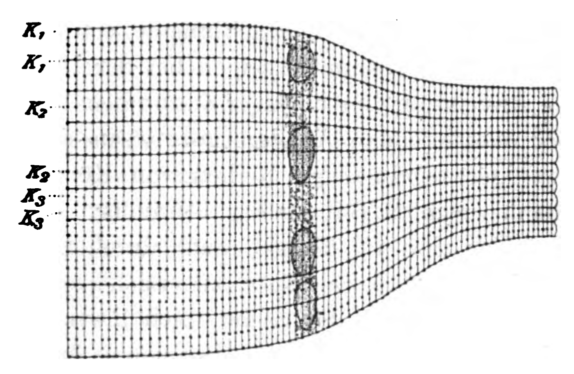


Fig. 11.

Längsansicht einer mit Goldchlorid gefärbten Faser von Dytiscus marginalis nach Retzius [107]. Taf. I. Fig. 9. K_1, K_2, K_3 Körnerreihen 1., 2., 3. Ordnung.

Die in der Längenrichtung aufeinander folgenden Körnerreihen sind durch feine dunkle Linien miteinander verbunden. Es ergiebt sich des weiteren beim Heben und Senken des Tubus, dass die Körner nur Querschnitte von dicken Fäden sind. Betrachtet man hierzu den Querschnitt der Faser (hier Fig. 2), so findet man, dass die Fäden in radiärer Richtung von den im Inneren gelegenen Plasmasträngen mit Kernen, bezw. federartig von den radiär gestellten gröberen Protoplasmasepten ausgehen. Wir haben also Querfadennetze vor uns, die vollkommen horizontal ausgebreitet sind. Und zwar finden wir Querfadennetze oder Körnerreihen erster Ordnung auf der Höhe von Z, welche einen etwas gröberen Charakter tragen, ferner Querfadennetze oder Körnerreihen zweiter Ordnung auf der Höhe von M; dazu kommt aber noch in einigen Fällen eine sehr feine Querkörnerreihe dritter Ordnung, jederseits im Muskelfach zwischen Z und M. Die dunklen feinen Längslinien, welche die Körner

untereinander verbinden, entsprechen dünnen, interkolumnären Häutchen, welche die Fadennetze unter sich vereinigen. Eine so komplizierte Form also nimmt das Sarkoplasma zwischen den Säulchen an und es wird sich später fragen, ob diese Form ein reines Negativbild des Muskels, ein Abdruck der Fibrillärstruktur ist, oder ob diesen Strukturen eine selbständige Bedeutung zukommt.

Erwähnen will ich noch, dass naturgemäss die Form der Fadennetze in den einzelnen Fällen je nach der Form und Anordnung der Muskelsäulchen variiert. Haben wir z. B. auf dem Querschnitt Muskelsäulchen von prismatischer Form und annähernd gleicher Dicke, so wird auch das Querfadennetz ein Netz mit annähernd gleich grossen Maschen von gleichartigem Aussehen sein.

Einige weitere wesentliche Beobachtungen von Retzius sind in Folgendem gegeben. Die Fadennetze zeigen bei der Untersuchung in der Flachansicht eine Andeutung von körniger Zusammensetzung; bei stärkerer Maceration in der reduzierenden Ameisensäure lösen sich die Fäden sogar in mehr oder weniger regelmässige Reihen von Körnern auf. Bei der Kontraktion (siehe den rechten Teil der Fig. 11) ändern die Netze sich nicht wesentlich. Die Bilder sind im übrigen auch durch blosse Säurewirkung (Ameisensäure, Essigsäure und Salzsäure) zu erzielen.

Bezüglich der Auffassung der Sache blieb Retzius zunächst noch in Bezug auf einige Punkte im Unklaren, besonders da er die Körner der Querkörnerreihe erster Ordnung verwechselte mit den Körnern, welche als Fibrillenglieder (Zf) zu den Grundmembranen gehören.

Ich habe die Beobachtungen von Retzius aus dem Jahre 1881 hier vorangestellt, weil in der ganzen Geschichte der Entdeckung der Muskelstruktur kein Komplex guter und reichhaltiger Beobachtungen so plötzlich und unvermittelt ans Tageslicht getreten ist wie hier. Gleichwohl bedurften die Retziusschen Feststellungen noch einer wesentlichen Korrektur. Bremer (1883) und von Limbeck (1885) hatten allerdings noch keinerlei grundsätzliche Fortschritte zu verzeichnen, aber aus den Arbeiten von Rollet (1885, [110], Teil I, pag. 35 ff., pag. 40; Teil II, pag. 33 ff.), Schäfer (1873, 1891) und Ramón (pag. 207 ff.) geht nun unmittelbar hervor, dass die Querfadennetze erster Ordnung ab origine doppelt sind und zu beiden Seiten der Grundmembran, dieser dicht benachbart, liegen. Man erhält mithin in der Längsansicht der Faser in ganz gewöhnlichen Fällen zwei Querkörnerreihen zu beiden Seiten von Z, dies nicht bloss an mit Säure behandelten oder vergoldeten Präparaten (Fig. 8), sondern vor allen Dingen auch am **lebenden** Objekt (Fig. 12). Es ist mir daher nicht verständlich, wenn Rollet behauptet

(Teil I, pag. 48), dass „das in der Längenrichtung des Muskels vorhandene abwechselnde An- und Abschwellen der Dicke der zwischen die Muskelsäulchen eingeschobenen Sarkoplasmawände an dem mit Säuren behandelten Muskel .... etwas Artefaktes" ist. Rollet zeichnet doch die Netze selber nach dem Leben, also bin ich über seine Willensmeinung im Unklaren.

Woher rührt nun das Zusammenfliessen der beiden Querfadennetze erster Ordnung bei Säurebehandlung? Hier kommt wesentlich in Betracht, dass auch bei der natürlichen Kontraktion beide Körnerreihen zu einer verschmelzen (Schäfer) und dass in beiden Fällen die äusseren Begleiterscheinungen die gleichen sind: die Faser verkürzt sich unter starker Querschnittszunahme, wobei J und besonders Q in erster Linie mitbeteiligt sind (vergl. oben pag. 60 f.). Mithin dürften die quellenden oder bei der Kontraktion durch die Zusammenziehung sich verbreiternden Glieder Q und J der Säulchen eine seitliche Pressung auf die zwischen ihnen befindlichen Lamellen des Sarkoplasmas ausüben; dieses sucht dann auszuweichen und es findet den locus minoris resistentiae in der Richtung auf die Krause-sche Grundmembran (Zs). Um dies einzusehen, ist nötig, sich in Erinnerung zurückzurufen, dass Z resistent ist und bei der Quellung wie bei der Kontraktion wahrscheinlich wesentlich passiv gedehnt wird (vergl. oben pag. 61). Ist daher die Verbreiterung oder Quellung der Säulchenglieder D und J eine irgendwie bedeutendere, so werden die entsprechenden Glieder Z in ihrer Breitenausdehnung hinter ihnen zurückbleiben. Erfährt daher das Sarkoplasma, bezw. das Querfadennetz eine seitliche Pressung, so entweicht es in der Richtung auf Zs, da dort die Säulchenglieder Zf (bezw. die nächst angrenzenden Teile der Schichte J) relativ weit voneinander abstehen. Mithin werden sich bei Quellung und Kontraktion die Querfadennetze zu einem optischen Bilde vereinen, indem sie sich gegen die Grundmembran (Zs) anlehnen. Eine ähnliche Erklärung giebt schon Rollet ([110], Teil I, pag. 49).

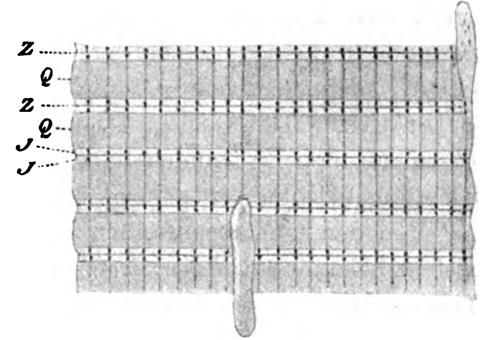


Fig. 12.

Muskelfaser von Hydrophilus im lebenden Zustande. Es treten die Querkörnerreihen I. Ordg., die Grundmembranen und die interkolumnären, sarkoplasmatischen Septen deutlich hervor. Nach Ramón y Cajal. Taf. XIX. Fig. 1.

Retzius hat sich später den Rolletschen Erweiterungen seiner Lehre im Wesentlichen angeschlossen, insbesondere findet er neuerdings

[108] bei seinem alten Untersuchungsobjekte, Dytiscus, zwei Querfadennetze erster Ordnung in verschiedener Höhe zu beiden Seiten von Z; auf einige fernere Zuthaten können wir jedoch erst später im Zusammenhang bei dem Kapitel „Nebenscheiben“ eingehen.

Bis hierher war im Speziellen nur von den Querfadennetzen erster Ordnung die Rede. Was die Querfadennetze zweiter Ordnung anlangt, so sind über diese viel weniger greifbare Thatsachen in der Litteratur mitgeteilt. Das meiste, was wir von diesen wissen, stammt schon von dem ersten Autor, Retzius. Da mir das ganze Niveau des Streifens M eine feinere Wiederholung des Streifens Z zu sein scheint, so möchte ich voraussetzen, dass auch die hierher gehörigen Fadennetze eigentlich doppelte sind und zu beiden Seiten der Mittelmembran liegen. Indessen wurde das Querfadennetz zweiter Ordnung bisher meist einfach gesehen und nur Rollet ([110], Teil I, pag. 44) teilt mit, dass er es bei einigen Käfern einigemale doppelt gefunden habe, eine Thatsache, der ich eine erhebliche Bedeutung beizumessen geneigt bin.

Von den Querkörnerreihen dritter Ordnung ist wenig mehr als ihre Existenz bekannt geworden; irgend welche Mitteilungen von bedeutenderem Umfange besitzen wir betreffs ihrer nicht. Man wäre ja freilich geneigt, nach Analogien wiederum weiter zu schliessen und, wenn die Aufstellung einer Arbeitshypothese erlaubt ist, so möchten wir die Vermutung aussprechen, dass diese Körnerreihe sich zu dem Tourneuxschen Streifen ähnlich verhält, wie die Querkörnerreihen erster und zweiter Ordnung zu den Streifen Z und M.

(13.) Wir kommen nun noch einmal kurz auf die Retikulumtheoretiker: Carnoy, Gehuchten, Melland, Marshall, Ramón y Cajal zu sprechen. Von der eigentümlichen Auffassungsweise dieser Autoren ist schon die Rede gewesen (pag. 28). Sie halten das Sarkoplasma für das Kontraktile[1]), die Fibrillen der Autoren und deren Querstreifen (Q und J) für Kunstprodukte. Hierbei haben sie das Übereinstimmende, dass sie die Querfadennetze von Retzius und von Rollet nicht im Sinne dieser Autoren als Teile der sarkoplasmatischen Septen zwischen den Säulchen ansehen, sondern diese für wirkliche Fadennetze halten, denen in der Längenrichtung des Muskels analoge Längsfadennetze entsprechen: sie nehmen nämlich die dunklen Längslinien, welche in der Profilansicht der Faser die optischen Längsschnitte der interkolumnären Plasmasepten vor-

[1]) Hier sei hinzugefügt, dass auch Kühne neuerdings Neigung hat dem Sarkoplasma („Sarkoglia“) Kontraktilität zuzuschreiben; er zieht einen Vergleich an mit dem kontraktilen Plasmaleib der Amöben.

stellen, für wahre Längsfäden, welche die Querfadennetze von Horizont zu Horizont verbinden und mit Kontraktilität begabt sein sollen. Ramón y Cajal nennt die durchgehenden Längsfäden des angeblichen Retikulums „präexistierende" Fibrillen κατ᾽ἐξοχήν im Gegensatz zu den Fibrillen der Autoren. Marshall meint, dass die Querfäden bei der Kontraktion nur passiv gedehnt werden; dies würde also mit unserer Vorstellung zusammenstimmen, dass die maximalen Zugspannungen in die Querrichtung fallen.

Es ergiebt sich nun, dass die Retikulumtheoretiker ungenau beobachtet haben und die wahre Form der zwischen den Säulchen befindlichen Masse nicht erkannten. Wer die genaue Beweisführung bei Rollet, Retzius und besonders bei Schäfer ([121], pag. 19 ff.) einsieht, der kann nur dem beipflichten, dass Längsfäden in dem behaupteten Sinne nicht existieren, dass man auf dem Querschnitte des Muskels die Querschnitte dieser Fädchen nicht findet, dass vielmehr auf jeder möglichen Querschnittshöhe das sarkoplasmatische Septensystem in Form eines zusammenhängenden Netzes sichtbar wird. Es ist unmöglich, hier die ganze Summe der Widersprüche zu entwickeln, welche sich aus der Lehre der Retikulumtheoretiker ergeben hat; es mag nur folgendes, teilweise wiederholt, erwähnt werden.

1. Jene Autoren erklären die Fibrillen für Kunstprodukte, können aber nicht verständlich machen, wie es möglich ist, diese aus dem lebenden Muskel in kontraktionsfähigem Zustande zu isolieren.

2. Sie nehmen zumeist die doppeltbrechende Masse für eine Flüssigkeit, welche in den Maschen des Retikulums gelegen sein soll, obwohl es eine Flüssigkeit, die doppelt bricht, nicht giebt, es sei denn, dass sich der eintretende Strahl in zwei cirkumpolarisierte Strahlen theoretisch zerlegen lässt, die nach ihrem Austritt aus dem brechenden Medium infolge des erhaltenen Gangunterschiedes die Polarisationsebene drehen müssen (Fleischl von Marxow). Wir haben aber hier keine Drehung der Polarisationsebene; ausserdem ist eine bestimmte optische Achse vorhanden, welche bei einer Flüssigkeit nicht vorhanden sein kann.

3. Diese Autoren sind nicht in der Lage, die von den komplizierten Verhältnissen der Querstreifung abhängigen verschiedenen Formen der discs verständlich zu machen, da sie gerade die beiden spezifischen Querstreifen der Muskelsubstanz (Q und J) als ein blosses optisches Trugbild ausgeben.

4. Sie berücksichtigen nicht, dass man kaum in der Lage sein dürfte, jenem zarten Retikulum die für die mechanische Arbeitsleistung genügende Festigkeit zuzuschreiben.

5. Es bleibt das Verhalten der Flügelmuskulatur der Insekten unerklärlich, denn hier bildet die dem Sarkoplasma entsprechende Masse nicht

einmal ein Pseudoretikulum, während die aus den Zwischenräumen des Sarkoplasmas isolierbaren Säulchen (Thoraxfibrillen) sich als kontraktionsfähige Gebilde erweisen.

(14.) Es war bisher nur die Rede von der „interkolumnären" Substanz, dies im Sinne der Autoren. Wir müssen nun auch die Frage aufwerfen, wie die „interfibrilläre" Substanz, d. h. die Substanz im Säulchen zwischen den Fibrillen beschaffen ist. von Koelliker hat eine die Fibrillen verbindende sarkoplasmatische Substanz mehrfach gefordert, ebenso Wagener ([138], pag. 258), neuerdings auch Schaffer ([123], pag. 24); und eine Zwischensubstanz muss ja auch vorhanden sein, wenn überhaupt irgend welche diskreten Differenzierungen („Fibrillen") innerhalb der Säulchen bestehen. Indessen ist sie schwer positiv nachzuweisen. Wenn ich auf meine Beobachtungen an scharf gefärbten Muskelquerschnitten reflektieren darf, so ergiebt sich lediglich folgendes:

Die Interstitien erscheinen im allgemeinen als helle Strassen, welche, sofern sie gröbere Cohnheimsche Felder umsäumen, relativ breit sind und dann noch eine körnige färbbare Materie enthalten (Sarkoplasma). Diese helleren Strassen treten sich successive verästelnd in die Felder zwischen die feinsten noch sichtbaren Querschnittselemente ein, enthalten aber schliesslich nicht mehr irgend welche merkbaren Spuren einer färbbaren Materie. Eine plasmatische Substanz im eigentlichen Sinne ist also zwischen den letzten sichtbaren fibrillären Elementen direkt nicht mehr nachweisbar. Auch andere Untersucher stiessen auf die gleichen Schwierigkeiten; so sprechen sich Biedermann, Rollet und Retzius dahin aus, dass eine interfibrilläre Substanz innerhalb der Säulchen kaum oder überhaupt nicht nachweisbar sei. Speziell sagt Rollet, Sarkoplasma liesse sich mit Gold färben, es liesse sich aber weder mit Säuren noch durch Vergoldung das Eindringen einer solchen Substanz in die Säulchen nachweisen; die Säulchen könne man in situ leicht auffinden, die Fibrillen indessen nur schwer, daher müssten die Fibrillen in anderer Weise zusammengehalten werden, als die Säulchen.

Mit der hier von Rollet angezogenen Goldfärbung hat es aber noch eine eigene Bewandtnis. Fast alle Autoren, die sich mit der Goldmethode abgaben, haben Spuren oder Andeutungen davon gefunden, dass das Sarkoplasma von den interkolumnären Septen her in die Säulchen selbst eindringt, um dort in den feineren Interstitien zwischen den „Fibrillen" sich alsbald zu verlieren. Man hat z. B. innerhalb der gewöhnlich ungefärbten Cohnheimschen Felder des Querschnittes gefärbte Punkte gefunden oder farblose Fädchen, welche in das Säulchen hineinliefen etc. Diese Andeu-

tungen von sarkoplasmatischer Substanz „innerhalb“ der Säulchen sind nun mit Wahrscheinlichkeit darauf zu beziehen, dass bei der Goldmethode nur die gröberen Felder einer niederen Ordnung zur Ansicht kommen, welche dann eine unvollkommene Teilung in Felder einer höheren Ordnung zeigen können. Jene Spuren von Sarkoplasma innerhalb der Säulchen wären mithin noch nicht mit Sicherheit als „interfibrilläre“ Substanz im Sinne einer Zwischensubstanz zwischen den letzten morphologischen Elementarteilen zu deuten. Bei der Erörterung der angeregten Frage ist, wie ich meine, die Genese der Säulchen zu berücksichtigen, welche den Schlüssel zu der auffälligen Erscheinung der schwierigen Darstellbarkeit der fraglichen Substanz liefern dürfte. Und so kommen wir zu folgender Kombination aller bisherigen Erfahrungen.

(15.) Man hat es direkt ausgesprochen (Wagener), dass die interkolumnäre und interfibrilläre Materie ein Residuum jenes embryonalen Protoplasmas sei, in welchem sich die Fibrillen zuerst anlegen. Hieraufkann man antworten: Ja und nein! Ja: insofern der ganze Inhalt des Primitivbündels schliesslich von dem embryonalen Protoplasma der primitiven Muskelzelle abstammt; nein: insofern das Längen- und Dickenwachstum des Bündels seit dem ersten Erscheinen der Fibrillen ein enormes ist und demzufolge der grösste Teil der Inhaltsmasse eine Neubildung vorstellt. Geht nun die Entwickelung der Säulchen in der Weise vor sich, wie wir dies glaubten herleiten zu können, durch Dickenwachstum der verhältnismässig geringen Anzahl der erstmals angelegten Fibrillen mit allmählich eintretender innerer Sonderung in Tochterfibrillen, wobei letztere zunächst in molekularer Annäherung befindlich sind, später erst durch einen sichtbaren Zwischenraum sich unterscheiden, so erhellt, dass zwischen den „Fibrillen“ wohl von Anfang an ein geringer Raum vorhanden sein muss, der irgend eine Matrix enthält, nicht aber, dass diese Matrix notwendig sofort eine mit dem „Sarkoplasma“ identische Materie sein muss. Sollte die innere Differenzierung nach der oben gegebenen Hypothese unter der beiläufigen Form der Wabenbildung statthaben, so würden die Zwischenräume zwischen den „histologischen“ und den Molekularfibrillen zunächst dem Wabeninhalt entsprechen. Sondern sich dann bei fortgesetztem Dickenwachstum gröbere und feinere Bündel so voneinander, dass histologisch unterscheidbare, durch einen breiteren Zwischenraum getrennte Säulchen entstehen, so würde der Wabeninhalt, den wir als lebendige Materie anerkennen, sich inzwischen so kondensieren, vermehren und organisieren, dass dadurch das Bild der sarkoplasmatischen Materie, welche mit Gold färbbar ist, entsteht. So wie wir die Sache ansehen, muss

also der Übergang der „sarkoplasmatischen“ in die „interfibrilläre“ Substanz der Entwickelung gemäss ein allmählicher sein.

Was die physiologische Funktion des Sarkoplasmas anlangt, so haben einige Autoren sich speziell dahin ausgesprochen, dass es eine Rolle bei der Ernährung spiele (Sachs, Biedermann, Retzius). Wagener giebt dieser Vorstellung den Ausdruck, dass er behauptet, jeder von der Fibrillenmasse aufgenommene oder abgegebene Stoff habe sich zuerst mit dem Sarkoplasma abzufinden. Ausserdem ist davon gesprochen worden, dass die interfibrilläre Substanz es ist, welche die nervöse Erregung leitet; hierauf gehen wir nicht näher ein, da diese Frage mit der Frage der Nervenendigung im Muskel und der Verbindung der nervösen mit der kontraktilen Substanz zusammenhängt, was ganz ausserhalb des Bereiches unserer Darstellung liegt.

(16.) Ich komme nun zu einem Thema, welches ungemein schwierig ist, betreffs dessen die Meinungen geteilt, die Beobachtungen auseinandergehend sind. Es handelt sich um die sogen. Nebenscheiben, d. h. die Bedeutung eines Querstreifens, welcher zwischen Q und Z jederseits in dem Muskelfache in die einfach brechende helle Substanz eingeschaltet ist (vergl. Fig. 14, 16, 18, 19). Dieser Streifen wurde zuerst von Brücke beobachtet, wie namentlich die Fig. 3 seiner Abhandlung über die Doppelbrechung beweist. Die erste genauere Beschreibung stammt indessen von Flögel (1872), dem sich Engelmann in seinen Arbeiten anschloss. Flögel sagt darüber folgendes: der Streif werde gebildet von einer Körnerschicht; diese Körner hätten indessen mit den interstitiellen Körnern von Koellikers nichts gemein, denn an den von ihm untersuchten Milbenmuskeln kämen diese nicht vor. Jedes Korn sei zugleich Stück einer Fibrille; dies könne man auch an Zerfaserungspräparaten bestätigt finden. Die Körner seien einfach brechend. Krause indessen will von den Nebenscheiben als besonderen Elementen der Querstreifung nichts wissen (1876 und 1881) und proponiert Verwechselungen z. B. mit interstitiellen Körnchen. Schäfer (1873) erklärt in einer früheren Arbeit (wobei wir seine Weise, sich auszudrücken, in unsere heutige Sprechart sinngemäss transponieren) die Nebenscheiben für identisch mit der Querkörnerreihe erster Ordnung; andere, zuerst Merkel ([88], pag. 649 u. 606), erklären den fraglichen Querstreif für abgesonderte Teile des Streifens Q. Fügen wir ferner hinzu, dass das Vorkommen der Nebenscheibe ein äusserst wechselndes ist, sowohl nach den Ordnungen und Gattungen der Geschöpfe, wie auch bei demselben Geschöpf, in dessen verschiedenen Muskeln,

ja selbst in demselben Muskel zu verschiedenen Zeiten, dass ferner die einen Autoren den Streifen N als doppeltbrechend (Brücke, Frédéricq, Rollet), andere ihn als isotrop (Flögel, van Gehuchten) oder, wenn nicht isotrop, so doch für äusserst schwach anisotrop erklären (Engelmann), so wird die Schwierigkeit des Gegenstandes wohl hinlänglich klar werden. Fügen wir schliesslich hinzu, dass nur Nasse und Martin den Streifen auch bei Wirbeltieren gefunden haben, während die übrigen Autoren entweder ausdrücklich erwähnen oder stillschweigend annehmen, N sei nur bei den Arthropoden vertreten, so wird klar, wie unbequem es ist, auf Grund eines so fragwürdigen Dinges sich zur eventuellen Anerkennung eines prinzipiellen Unterschiedes zwischen der Gliedertier- und Wirbeltiermuskulatur hingedrängt zu sehen. Ich bin freilich persönlich davon überzeugt, dass ein solcher Unterschied nicht existiert, denn ich fand meinerseits die berüchtigte Nebenscheibe in Form einer Querkörnerreihe auch beim Menschen und zwar in dem Musculus crico-arytaenoideus posticus, ohne dass sich indessen um der Feinheit des Objektes willen etwas Genaueres hätte ausmachen lassen.

Überschlage ich alle Berichte, die in der Litteratur vorliegen, so komme ich mit Berücksichtigung des Wesentlichen zu folgenden Aufstellungen. Die Beobachtungen über den Streifen N beziehen sich auf zwei oder drei verschiedene Dinge (vergl. auch bei Schäfer [121], pag. 53ff.), nämlich:

1. Die eine Reihe der Autoren ist von den Thoraxfibrillen der Insekten ausgegangen. Diese Autoren berichten, dass bei stark erschlafftem Zustande (bei extendiertem Zustande) der „Fibrillen" der Streifen Q eine weitere Differenzierung zeige, indem jede zu beiden Seiten von M liegende Hälfte sich wiederum in zwei Stücke teilt (siehe Fig. 13 C am unteren Ende), die durch einen helleren Zwischenraum getrennt sind. Der von Q in der Richtung auf Z hin sich ablösende Teil sei die Nebenscheibe (Merkel, Cajal, Schäfer). Hierbei ist zu bemerken, dass für diese Beobachtungen das Sarkoplasma nicht in Betracht kommt, da die Thoraxfibrillen zumeist in isoliertem Zustande untersucht wurden. Der Streifen N zeigt selbstverständlich in diesen Fällen Eigenschaften, die mit denjenigen von Q völlig übereinstimmen. Beim Übergang vom extendierten in den kontrahierten Zustand würde Q sehr bald mit diesem N verschmelzen. Besondere Differenzierungen innerhalb des Streifens Q, ein Zerfallen der Quere nach in Unterabteilungen, ist auch von Wagener, Rollet und Retzius gelegentlich beobachtet worden. Alle diese Beobachtungen sind aber vorläufig in Ansehung der Querstreifungsverhältnisse von geringer Wichtigkeit.

2. Retzius und Schäfer haben darauf aufmerksam gemacht, dass

möglicherweise die Querkörnerreihe I. Ordnung von den Autoren für eine „Nebenscheibe" besonderer Art gehalten worden ist. Von Nebenscheiben dieser Kategorie würde zu gelten haben, dass sie wie im ersteren Falle, besonders bei einem gewissen Dehnungsgrade der Faser auftreten, sich aber von dem Streifen Z ablösen, auch an diesen sich bei der Kontraktion wieder anlegen (vergl. oben pag. 75); dies muss natürlich von solchen Nebenscheiben, die mit den Querkörnerreihen I. Ordnung zusammenfallen, eo ipso gerade so gelten, wie von letzteren selbst. Von Nebenscheiben dieser Art wird ebenso selbstverständlicher Weise gelten, dass sie sich färberisch und gegenüber Reagentien anders verhalten als Q. Auch van Gehuchten hält die N der Beinmuskulatur bei Gliedertieren für Teile seines Retikulums, id est für sarkoplasmatischer Natur.

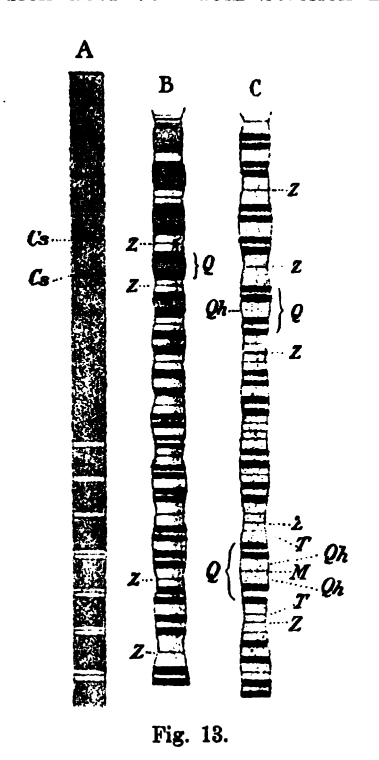


Fig. 13.

Flügelmuskelfibrille von Hydrophilus. Drittelalkohol, Hämatoxylin. Die Figg. A, B, C zeigen in dieser Reihenfolge den Übergang vom völlig kontrahierten bis zum total erschlafften Zustand. Cs Contractionstreifen, T Tourneuxscher Streifen. Nach Ramôn y Cajal. Taf. XXI. Fig. 47, 48, 49.

3. Die ad 1 und 2 genannten „Nebenscheiben" würden ihren Namen zu Unrecht tragen. Nun nimmt Rollet in seinen neuen sorgfältigen Arbeiten die „Nebenscheiben" im Anschluss an Flögel und Engelmann, wo sie auch vorkommen, als integrierende, doppeltbrechende Glieder der „Fibrillen" (Säulchen), welche mit dem Streifen Q und dem Sarkoplasma nichts zu thun haben (vergl. besonders [113]). Sie sollen also selbständige Bildungen besonderer Art sein. Eigentümlicherweise gilt aber für diese Rolletschen „wahren" Nebenscheiben in vielen wichtigen Beziehungen dasselbe, wie für die ad 2. genannten Pseudonebenscheiben (Querkörnerreihen I. Ordnung): sie zeigen im allgemeinen eine grössere Verwandtschaft mit Z als mit Q, haben auch eine Neigung mit Z derart zu verschmelzen, dass sie nicht isoliert mehr wahrgenommen werden können (Engelmann, Nasse, Frédéricq, Rollet). Dies tritt regelmässig ein während der Kontraktion. Engelmann beschreibt übrigens an diesen Nebenscheiben eine Sorte von protoplasmatischer Körnelung, die man nicht gern geneigt ist auf Fibrillenglieder zu beziehen ([27], Teil I, pag. 51).

Man möchte nun die Arbeiten aus den 70er Jahren bezüglich der Nebenscheiben nicht mehr für bindend ansehen. Halten wir uns aber nur an neuere vorzügliche Publikationen, so widersprechen sich die Arbeiten von Retzius und Schäfer einerseits, von Rollet andererseits durchaus. Nun hat Rollet seine Anschauung von der Sache in einer besonderen Schrift gegenüber Retzius verteidigt [113], ohne dass, wie ich glaube, in den Augen des Unbeteiligten dadurch die Sache recht vom Fleck gekommen wäre. Also stelle ich einstweilen die Aussagen beider Parteien einander gegenüber, doch muss ich bemerken, dass Retzius und Schäfer für das, was sie beschreiben, durchaus im Recht zu sein scheinen; somit würde es sich später fragen, ob ausser den fälschlicherweise für besondere Nebenscheiben gehaltenen Querkörnerreihen I. Ordnung auch noch wahre Nebenscheiben im Sinne von Rollet, d. h. besonders differenzierte Querglieder der Fibrillen vorkommen.

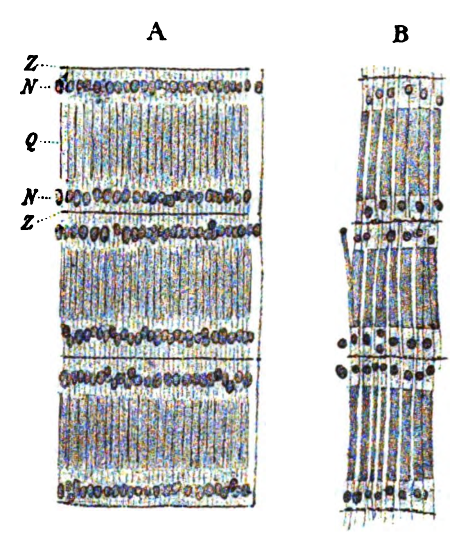


Fig. 14.

Muskelfaser von Oryctes nasicornis. A unzerzupft, rechter Hand hat sich eine einzelne Fibrille abgelöst. B Gruppe von Muskelsäulchen durch vorsichtiges Zupfen isoliert. Man sieht, dass die Sarkosomen, welche hier die Elemente der Nebenscheiben bilden, zwischen den Säulchen liegen. Nach Retzius [108]. Taf. XV. Fig. 1 u. 2.

Retzius berichtet nach Untersuchungen an Oryctes nasicornis folgendes. Er erhielt zunächst an chromierten Präparaten mit Beales Karmin eine Differenzfärbung zwischen „N“ und Q; die Körner von „N“ sind dunkelrot, der Streifen Q nur hellrosa. Hieraus wird auf eine chemische Differenz von „N“ und Q geschlossen. In kontrahierten Fasern liegen die „N“ dem Streifen Z dicht an und bilden mit ihm zusammen eine gemeinsame dicke Scheibe (einen „Kontraktionsstreifen“). Ebenso erhielt der Verfasser eine Färbungsdifferenz bei positiver Goldfärbung (Vergoldung von Alkoholpräparaten nach Rollet; hierbei färbt sich das Sarkoplasma nicht, sondern die fibrilläre Masse); es sind jetzt umgekehrt die Q stark gefärbt, die „N“ dagegen zeigen gelbe glänzende Körner. Wurden die Präparate in einer Modifikation der Flemmingschen Lösung fixiert, mit Rosanilin gefärbt und in Kaliacetat aufpräpariert, so erhielt Retzius ein dunkelrotes Q, ein hellrosa J, dunkelrotes „N“ und Z (Fig. 14). Werden nun weiterhin derartig gefärbte

Präparate gezupft, so stellt sich heraus, dass die Körner von „N“ überhaupt nicht in den Fibrillen oder in den Säulchen, sondern zwischen den letzteren liegen und somit dem System des Sarkoplasmas zugehören (Fig. 14b). Die Körner isolieren sich leicht vollständig und fallen vollkommen von den Säulchen herunter; es bleiben die längsstreifigen Säulchen zurück, welche dann kein N mehr zeigen. Es können somit die Körner — „Sarkosomen“ —, welche unter die Kategorie der interstitiellen Körner von Koellikers fallen, nur Teile der Querfadennetze erster Ordnung sein, und mag hier daran erinnert werden, dass Retzius schon in seiner ersten Arbeit (vergl. oben pag. 74) die körnige Natur dieser Fadennetze betonte. Aus alledem schliesst nun Retzius: „Es giebt keine Nebenscheibe“ (d. h. im Sinne von Flögel, Engelmann und Rollet).

Im Weiteren modifiziert Retzius seine früheren Angaben über die interkolumnäre Substanz in beträchtlicher Weise. Bei näherer Untersuchung der Zerzupfungspräparate aus erhärteten Fasern ergiebt sich, dass zwischen den Säulchen interkolumnäre Spalträume vorhanden sind, welche zwar im Leben sich nicht nachweisen lassen, aber hier sichtbar sind. Die Säulchen liegen nicht dicht gedrängt, sondern lassen Lücken zwischen sich, wobei sie nur auf der Höhe von Z in irgend einer Weise näher vereinigt zu sein scheinen (hier geht die Grundmembran durch, d. Ref.). Die interkolumnären Spalträume enthalten ihrerseits erst das Sarkoplasma und die Körner von „N“ sowie die übrigen interstitiellen Körnchen und die Kerne.

(pag. 75): „Mit von Koelliker glaube ich hier eine Flüssigkeit zu sehen, welche die Säulchen rings umspült, einen Gewebssaft, welcher, wie in den Spaltenräumen so vieler anderer Gewebe, der kontraktilen Substanz sowohl die ernährenden Bestandteile von aussen, von den Blutgefässen her, zuführt, als die Exkretionsstoffe in sich aufnimmt, um sie weiter nach aussen hin zu befördern.“

Die Körner von „N“, die Sarkosomen, sind „rundlich oder rundlich oval, aber auch dreieckig und unregelmässig, oft etwas abgeplattet und haben ein glänzendes, das Licht stark brechendes Aussehen, oft mit etwas scharfen Rändern“. Der Grösse nach können sie sogar der ganzen Breite des Muskelsäulchens entsprechen, so dass ein Korn auf sämtliche Fibrillen des Säulchens kommt, was unmöglich der Fall sein könnte, wenn sie in den Fibrillen liegen.

„Die Körner liegen indessen in den Spalträumen nicht ganz lose. Hier und da bemerkt man mit ihnen zusammenhängende, feine, in Rosanilin sich schwach färbende, gekörnte Fäserchen, welche in der Längsrichtung der Säulchen verlaufen . . . Diese Fäserchen haben das Aussehen feiner Protoplasmastränge. Die Körnchen (— Sarkosomen — der Ref.) scheinen durch sie verbunden oder gleichsam in ihnen aufgehängt zu sein. Dass die Körnchen durch eine besondere Einrichtung in ihrer Lage gehalten werden, geht daraus

hervor, dass sie trotz aller Kontraktionswechselungen immer in ihrer Lage neben den isotropen Bändern fixiert bleiben, sodass sie in regelmässig querer Bänderanordnung liegen und als „Nebenscheiben" imponieren können."

Merkwürdig ist nur, dass Retzius hier nicht mehr ausdrücklich von den Querfadennetzen spricht; dass die Sarkosomen so streng in einer Ebene, in einem Horizonte sich anordnen, spricht dafür, dass sie in besonderer Weise in querer Richtung unter sich verbunden sind, wie dies die früheren Untersuchungen lehrten. Ich bemerke noch, dass sich schwer ausmachen lassen wird, wieviel von jenen interkolumnären Spalträumen durch Schrumpfung entstanden ist, oder mit anderen Worten: man kann sehr schlecht sich eine Vorstellung davon machen, wieviel von der interstitiellen Materie anorganisches Wasser (Gewebssaft), wieviel davon chemisch gebundenes Wasser einer sehr wasserreichen organisierten Substanz ist. Im ganzen scheint mir die ältere Auffassung der interstitiellen Substanz oder des Sarkoplasmas als einer zusammenhängenden protoplasmatischen Materie mit etwaigen Spaltbildungen, die ihrer Art nach nicht verschieden sind von den gewöhnlich vorkommenden Lücken der Zellstruktur, zutreffender zu sein (vergl. auch Rollet [113], pag. 682).

Auf die Beweisführung Schäfers gegen die Fibrillenglieder N will ich nicht ausführlicher eingehen, um nicht zu breit zu werden. Wir kommen damit auf Rollet zurück. Es ist im ganzen ein sehr reichliches Material, durch welches er die Existenz wahrer Nebenscheiben zu begründen versucht. N ist ([110], I, pag. 15) eine „eigene durch die Gliederung der Fibrillen bedingte, wenn auch nur temporär in bestimmten Zuständen des Muskels vorhandene Schicht". Der Autor konstatiert, dass die N ein wechselnder Befund sind und dass für eine Reihe von Fällen das Verschwinden von N damit in Zusammenhang gebracht werden muss, dass die Fasern in leicht kontrahiertem Zustande abgestorben sind. Für andere Fälle reiche man mit dieser Annahme nicht aus,

(Ibidem pag. 22) „weil in diesen Fällen das Vorhandensein oder Fehlen der sogenannten Nebenscheiben mit grosser Regelmässigkeit an die Muskelfasern bestimmter Örtlichkeiten gebunden vorkommt und bei bestimmten Spezies der eine Fall die Regel, der andere dagegen die Ausnahme ist, während bei andern Spezies das Umgekehrte der Fall ist."

Rollet kommt dann auf den Scheibenzerfall in Alkohol zu sprechen und erläutert, dass sich hierbei je nach Umständen die Schichte Q oder die Schichte N+J+Q+J+N oder die Schichte N+E+Z+E+N isoliert (Fig. 15). Es lässt sich genau kontrollieren, dass N aus Stäben oder Körnern besteht, welche durchaus genau den Stäben der Schichte Q entsprechen. N ist anisotrop (pag. 26). Dann werden Versuche mit der Einwirkung quellender Säuren auf den ganzen Muskel und auf isolierte Scheiben gemacht (pag. 38); es stellt sich heraus, dass eine Differenz

zwischen Q und N besteht, in soferne Q leichter und rascher quillt als N. Lässt man die Säure auf isolierte Scheiben der Form N + J + Q + J + N einwirken, so erhält man infolge dessen im Anfange der Quellung ein stark verbreitertes Q, woraus sich das nebenstehende zierliche Bild Fig. 15 C ergiebt. Legt man die derart gequollene Scheibe auf die Fläche, so sieht man, dass die N den Cohnheimschen Felder entsprechen (!). Verlängert man die Wirkung der Säure auf die Scheibe, so verquellen auch die Glieder N und es tritt im Profil gesehen das Negativbild, die Querkörnerreihe I. Ordnung an Stelle dessen hervor (vergl. die Scheibe Fig. 15 D). Hierbei wird ausdrücklich davor gewarnt, nicht die Fibrillenglie der N mit der sarkoplasmatischen Querkörnerreihe zu verwechseln (!). Gerade diese Versuche und ihre Deutung glaubt Schäfer anzweifeln zu müssen ([121], pag. 55), indem er so ungefähr kontradiktorisch das Gegenteil von dem aussagt, was Rollet für Recht hält[1]). Ferner wird bei Rollet (angeblich) bei der lebenden Muskelfaser nachgewiesen, dass die Schicht N der Fibrillen neben den Querfadennetzen besteht; ist die Schichte N vorhanden, so ist das Querfadennetz I. Ordnung je zu beiden Seiten von Z verdoppelt (? [110], Teil II, Fig. 19). Schliesslich wurden positive Goldpräparate (vergoldete Alkoholmuskeln) untersucht und es wird gezeigt, dass N und Z sich ähnlich färben, aber anders als Q. Die Zusammengehörigkeit des Streifens N und Q wird mithin auch aus diesem Grunde ausgeschlossen (ebenso wie nach dem Verhalten gegen quellende Reagentien).

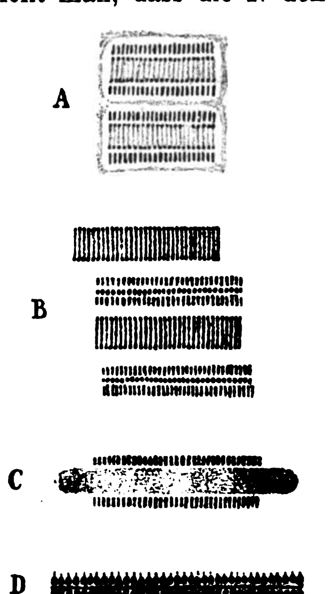


Fig. 15.

Verschiedene Formen des Scheibenzerfalls, zusammengestellt aus verschiedenen Abbildungen Rollets ([110] Teil I). A Opatrum sabulosum, Alkohol. Scheiben der Form N + J + Q + J + N. B Aphodius rufipes, Alkohol. Scheiben der Formen Q und N + E + Z + E + N, C Von demselben Käfer; Scheibe der Form N + J + Q + J + N Alkoholbehandlung, schwache Säurewirkung, Quellung von Q. D Scheibe von Staphylinus caesareus durch Säurebehandlung erhalten.

Die Streitschrift gegen Retzius bringt ausser Wiederholungen noch folgendes wesentliche Material: erstlich wunderschöne Abbildungen von Muskelfasern beobachtet im polarisierten Lichte, welche mit absoluter Deutlichkeit zu beweisen scheinen, dass die „N" doppeltbrechende Glieder der Fibrillen oder Säulchen sind, ferner den

[1]) Fig. 16 Tafel III, Nr. 110 Teil I spricht offenbar gegen Rollets eigene Ausführungen.

Nachweis von N innerhalb isolierter Fibrillen vom Krebse (? Tourneux-scher Streifen — der Ref.), bei welchem Retzius die Nebenscheibe überhaupt nicht gefunden hatte[1]).

Was sollen wir nun von allem diesem halten? Zwei als vorzüglich bewährte Forscher widersprechen sich durchaus. Warum hat Retzius von den Fibrillengliedern N nichts gesehen? Warum Rollet so gut wie nichts ([113], pag. 681) von den so überaus auffallenden querliegenden Sarkosomenreihen von Retzius? Warum sehen wir bei Rollet, Renaut u. a. anisotrope, bei Engelmann isotrope oder wenigstens sehr schwach anisotrope Nebenscheiben? Ich bin nicht in der Lage, definitiv Partei ergreifen zu können, bin aber auch nicht der Ansicht, dass ein billiger Kompromiss auf irgend einer fragwürdigen Basis geschlossen werden soll. Ich muss gestehen, dass ich mich von Rollet würde haben überzeugen lassen, wenn ich nicht die Möglichkeit des speziellen Vergleichs einiger eigener Präparate vom Hirschkäfer mit einer Abbildung eben dieses Autors von demselben Geschöpfe im polarisierten Lichte hätte. Die Präparate sind mit Eisenhämatoxylin gefärbt und zeigen die Schichten Z und Q schwarz auf hellem Grunde, hier und dort auch mit der Aufhellungszone Qh. Nun sollte man nach dem wohlbekannten Charakter der Eisenhämatoxylinfärbung eigentlich voraussetzen, dass auch die Fibrillenglieder N gefärbt sein müssten. Aber von diesen ist schlechterdings nichts zu sehen. Vielmehr finde ich auf dem entsprechenden Niveau überall nur die quere Sarkosomenreihe von Retzius, in scharfer, prächtiger Ausbildung, und zwar ist jedes einzelne Korn intensiv geschwärzt. Danach müsste ich eigentlich auf die Seite von Retzius treten, indessen möchte ich als Berichterstatter die Sache in der Schwebe lassen, bis noch mehr vertrauenswürdiges Material über diese Streitfrage vorliegt.

(17.) Zusammenfassung über das Sarkoplasma und die Nebenscheiben. Aufgaben der weiteren Untersuchung.

1. Es giebt eine färbbare körnige Substanz zwischen den Säulchen: interkolumnäres Sarkoplasma. Dieses ist nicht ohne weiteres als ein entwickelungsgeschichtliches Residuum zu bezeichnen, sondern es entsteht diese Materie der Hauptsache nach gleichzeitig mit der Differenzierung der fibrillären Masse.

2. Nimmt man eine Entwickelung vom Kleinen zum Grossen, von der linearen Reihe kontraktiler Moleküle zur Fibrille, von der Fibrille zum Säulchen, vom Säulchen erster Ordnung zum Säulchen zweiter Ordnung

[1]) Für den Beweisgang Rollets ist das Verhalten von N bei der Kontraktion weniger wesentlich und darum lasse ich diesen Gegenstand bei Seite.

und so fort an, so erklärt es sich, dass in den feinsten Interstitien zwischen den „Fibrillen" irgendwie beträchtliche Mengen besonders färbbarer Substanz nicht sein können. Eine derartige sarkoplasmatische Materie tritt erst in den allmählich sich vergröbernden Interstitien, d. i. in den interkolumnären Spalträumen der Autoren auf, wo dann auch färbbare Masse nachweisbar wird. Danach dürften „interfibrilläre" und „interkolumnäre" Substanz — zeitlich und räumlich betrachtet — in direktem Zusammenhange stehen, bezw. ineinander übergehen.

3. Die interkolumnäre Substanz zeigt eine besondere Struktur, welche nicht bloss auf passiver Prägung von seiten der Säulchen beruht, sondern der Ausdruck einer besonderen Differentiation zu sein scheint; diese Differenzierungen sind die Querfadennetze erster, zweiter und dritter Ordnung von Retzius, welche die Säulchen in horizontalen Querebenen umspannen. Das doppelte Querfadennetz erster Ordnung liegt im Niveau der Schicht J zu beiden Seiten der Grundmembran und legt sich während der Kontraktion gegen dieselbe an. Dasjenige der zweiten Ordnung liegt anscheinend im Niveau der Schicht M, das der dritten Ordnung jederseits im Muskelfach zwischen den beiden ersten. Das Querfadennetz erster Ordnung ist das gröbste, das dritter Ordnung das feinste. Ihre physiologische Bedeutung ist unbekannt.

4. In die Querfadennetze erster Ordnung sind eigenartige grobe Körner, die Sarkosomen von Retzius, eingeschaltet. Sie können in die Klasse der „interstitiellen" Körner von Koellikers eingereiht werden. Ihre physiologische Bedeutung ist ebenfalls unbekannt.

5. Was die „Nebenscheiben" angeht, so ist man zu definitiven Resultaten bisher noch nicht gekommen. Es liegt die Wahrscheinlichkeit vor, dass dieser Name bisher auf Bildungen verschiedener Art angewendet wurde, nämlich a) auf abgesonderte Teile des Streifens Q; b) auf Querkörnerreihen, welche dem Fadennetz erster Ordnung entsprechen; c) auf besondere doppeltbrechende Fibrillenglieder, welche, wenn sie existieren, allein als wahre Nebenscheiben im Sinne der ursprünglichen Bezeichnung anzusehen wären.

Die Aufgaben der weiteren Untersuchung ergeben sich daraus, dass über die Querfadennetze zweiter Ordnung erst wenig, über die dritter Ordnung fast nichts bekannt geworden ist. Es wird sich speziell um die Frage handeln, ob die Querfadennetze der zweiten und dritten Ordnung ebenfalls ab origine doppelt sind wie diejenigen erster Ordnung, und, wenn dies der Fall ist, ob sie wie die letzteren zu beiden Seiten durchlaufender Membranen liegen; diese Membranen würden in dem Streifen M und

eventuell in dem Streifen von Tourneux (?) gegeben sein. In Bezug auf die Nebenscheiben ist, wie aus Obigem hervorgeht, noch sehr viel zu thun und müssten neue Untersuchungen an die Arbeiten von Rollet und Retzius anschliessen.

IV. Kapitel: Die Querstreifung im engeren Sinne.

Streifen J und Q.

(18.) Unter Querstreifung im engeren Sinne müssen wir die regelmässige Folge der Streifen J und Q verstehen. Denn die Streifen Z und M (und im Anschluss daran der vermutete wabige Bau) sind nichts dem Muskel Eigentümliches; sie entsprechen den Querverbindungen gleichgerichteter Plasmafädchen, wie sie auch sonst vorkommen. Die Fibrillen, sowie deren Quer- und Längsverbindungen wären nach dieser Anschauung in erster Linie etwas zur Architektur des Protoplasmas gehöriges. Auf dieser einmal gegebenen Basis ist die Fibrillierung samt den Quermembranen zu einer verhältnismässig starken Entwickelung gekommen, und zwar im Sinne einer Anpassung an die physiologische Funktion. Ferner würden die Streifen J und Q eine besondere dem quergestreiften Muskel eigentümliche Differenzierung sein, innerhalb der vorhandenen Form und in direkter Beziehung auf die charakteristischen Leistungen des Gewebes.

Die Grundmembranen teilen den Muskel der Länge nach in einzelne Segmente ein; dieser zunächst nur morphologischen Gliederung entspricht, wie Engelmann gezeigt hat (33), auch die physiologische Abgliederung der Masse, sodass die schon aus allgemeinen Ursachen notwendige morphologische Form mithin in den Dienst der spezifischen Funktion gestellt wird. Engelmann zeigte, dass die Faser mit der Streifenfolge Z + E + N + J + Q + J + N + E am Sehnenende aufhört; mithin gehört diese Gruppe physiologisch zusammen und bildet ein physiologisches Muskelelement. Der Streifen Z vermag für die Kontraktion nichts, ist daher am Muskelende nicht vorhanden und bildet die trennende oder wenn man will, verbindende Schwelle zwischen je zwei Muskelelementen.

Handelte es sich hier um die Erreichung der grösstmöglichen Vollständigkeit, wobei jeder unhaltbaren Hypothese die gleiche Beachtung geschenkt werden müsste wie anderen vortrefflichen Darstellungen, so müssten wir an dieser Stelle wiederum die Existenz der isotropen Schichte (J) gegenüber den Retikulumtheoretikern verteidigen. Da indessen in Obigem schon ein so grosses Material zur Widerlegung dieser Autoren

gegeben wurde, so lassen wir uns hierauf nicht mehr ein und verweisen im übrigen auf die folgenden positiven Daten; ohnehin wird jeder vorurteilsfreie Beobachter am Objekte selbst sich leicht davon überzeugen, dass die helle Schichte J nicht bloss einer totalen Reflektion der Strahlen an der Grundmembran (Heppener, Ramón) oder dem Zusammenfliessen der Lichthöfe der Körner des Querfadennetzes erster Ordnung ihre Erscheinung verdankt (Melland, van Gehuchten).

Auch über die von den älteren Autoren vor der Mitte unseres Jahrhunderts betreffs der Querstreifung geäusserten Ansichten wollen wir nicht ausführlicher referieren; wer sich hierfür interessiert, möge bei Valentin, Rollet, Frédéricq und van Gehuchten nachlesen. Nur insoweit unsere heutigen Kenntnisse von der älteren Litteratur ihren wirklichen Ausgang nehmen, mag von dieser die Rede sein.

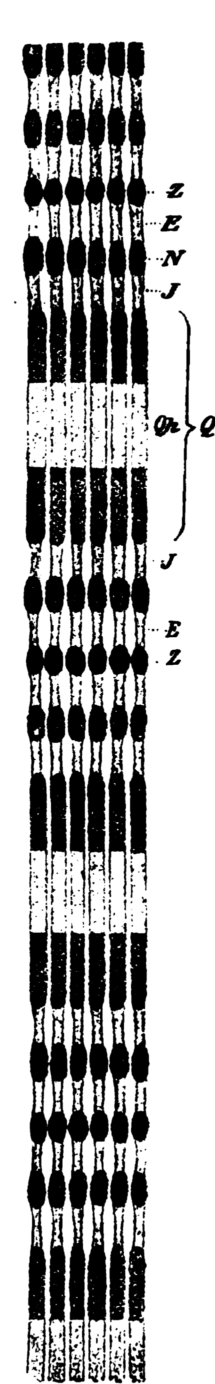


Fig. 16.

Stücke einer Muskelfaser von Osmoderma eremita. Nach Rollet [110]. Teil II. Fig. 13a.

(19.) Bekanntlich hat man früherhin den Fibrillen eine perlschnurartige Form zugeschrieben (Schwann, Bowman, Valentin, von Koelliker u. a.), und man hat dann das Hervortreten des Streifens Q auf die regelmässige quere Aneinanderreihung der Varikositäten bezogen. Dobie (1849) ist nun wohl der erste, der den wahren Sachverhalt in klarer Weise auffasste, indem er von einer Knotung der Fibrillen absah und innerhalb derselben „two kinds of sarcous matter", eine helle und eine dunkle, in regelmässiger Folge abwechseln liess, worauf dann die Querstreifung (Streifen J und Q) in richtiger Weise zurückgeführt wurde. Aber erst später brach sich die Erkenntnis einer wirklichen substantiellen Gliederung der Fibrillen in weiteren Kreisen Bahn, besonders durch die erste Arbeit Rollets (1857), in welcher (bereits mit Erwähnung der im Gang begriffenen Untersuchungen Brückes über Doppeltbrechung) eine strikte Unterscheidung zwischen Haupt- und Zwischensubstanz aufgestellt wurde. Obwohl wir nun heutzutage besser denn je darüber orientiert sind, dass die

Querstreifung im wesentlichen von dem Alternieren zweier materiell verschiedener Schichten (J und Q) abhängt, so werden wir uns doch von neuem fragen müssen, ob nicht nebenher und in Zusammenhang mit der inneren Differenzierung der Fibrillen ein gliedweises An- und Abschwellen derselben statthat. Nach Kenntnisnahme der Litteratur muss ich mich dahin aussprechen, dass wir keinen hinreichenden Grund für eine solche Annahme haben. An fixierten Präparaten, besonders an Alkoholpräparaten, findet man allerdings die dem Streifen Q entsprechenden Fibrillenglieder stärker als die Glieder J (Fig. 16); ebenso erscheint Q ein wenig in der Mitte eingezogen (sanduhrförmig), worauf noch neuerdings Rutherford glaubte besonders aufmerksam machen zu müssen. Allein dies hat alles seinen guten Grund in der Schrumpfung durch Wasserentziehung; überdies sieht man an gut fixierten Präparaten die Fibrillen oder Säulchen mit wesentlich parallelläufigen Konturen dahinziehen, was auch bei Bernard ganz neuerdings ausdrücklich hervorgehoben wird. Nur die Querfadennetze des Sarkoplasmas würden eventuell an der Oberfläche der Säulchen gewisse typische Druckmarken erzeugen, welche für die Formengebung der „Fibrillen" aber ohne Belang sein dürften.

Um so auffallender sind die Resultate der Arbeit von Haycraft. Dieser Autor schliesst an die alte Litteratur wieder an und will beweisen, dass die Querstreifung auf der queren Aneinanderreihung der entsprechenden Glieder perlschnurartiger Fäden beruht. Hierzu dient ihm der folgende gewiss originelle Versuch. Er übergiesst einen Objektträger mit Kollodium und ehe noch die sich bildende Haut völlig erstarrt ist, drückt er durch Zupfung erhaltene feinste Fleischfäserchen, die mit der Fingerspitze aufgenommen werden, gegen die weiche Masse vorsichtig an. Es stellt sich heraus, dass man hierbei einen vergleichsweise vollständigen Abdruck der Muskelstruktur erhält, nämlich nicht bloss eine feine Längsstreifung, sondern auch das vollständige Bild der Querstreifung! Hieraus wird dann gefolgert, dass die Querstreifung durch die perlschnurartige Gliederung der Fibrillen bedingt sein müsse, weil man sie nämlich sonst nicht im Abdruck erhalten könne. Dies ist gewiss nicht richtig! Der Verfasser hat übersehen, dass die Materie der aufeinander folgenden Querstreifen verschieden dicht ist, somit einen verschiedenen Resistenzgrad besitzt und daher auch ohne Varikositätenbildung ein Abdruck der Querstreifung möglich ist. Dass diese meine Auslegung der Haycraftschen Versuche richtig ist, wird dadurch sehr wahrscheinlich, dass der Autor beim Abdrücken kontrahierter Fleischfäserchen wohl das Bild der Querstreifung, nicht aber das der Längsstreifung erhielt. Fehlte somit nachweislich der Abdruck der äusseren

Form der Fibrillen (Säulchen), so hätte auch der Abdruck der Querstreifung fehlen müssen, wenn diese in der That durch die regelmässige Folge verschieden dicker Fibrillenglieder bedingt wäre.

Amici behauptet, dass ein cylindrischer Faden, welcher aus abwechselnd stärker und schwächer brechenden Gliedern sich zusammensetzt (Q und J), notwendig varikös erscheinen müsse, da nämlich die Glieder wie Cylinderlinsen wirken. Allein ich denke, dass Amici hier eine nicht genaue Einstellung des Fokus im Auge hat; bei scharfer Fokussierung dürfte das Phänomen der Varikositätenbildung nicht vorhanden sein.

(20.) Nach Engelmann soll die doppeltbrechende Schichte (Q, bezw. genauer: Q + M + Q) ihrer Höhenausdehnung nach der einfach brechenden Schichte (J + Z + J, bezw.: J + N + E + Z + E + N + J) ungefähr gleichkommen. Durchblättert man die Abbildungen der Autoren, so scheint es eben nicht, als ob dies zutrifft; vielmehr wird Q meist der Höhe nach stärker ausgedehnt sein als der Komplex der übrigen Schichten.

Überschlage ich alles, was in betreff von Q und J bekannt geworden ist, so scheint mir, dass die grossen Differenzen im Verhalten beider Streifen durchgehends auf eine ungleiche Dichte zurückzuführen sind und zwar wäre J weniger dicht (wasserreicher) als Q. Mit dieser Vorstellung, welche im wesentlichen diejenige Engelmanns (nach einer anderen Richtung hin auch diejenige von Koellikers) ist, stimmen folgende Erscheinungen zusammen:

1. Beim Eintrocknen feiner Präparate auf dem Objektträger verschwindet nach Frédéricq der Streifen J spurlos; er muss also wohl sehr wasserreich sein.

2. J ist schwächer, Q stärker lichtbrechend.

3. Im Leben sind die sarkoplasmatischen Längsdurchgänge zwischen den stäbchenartigen Gliedern von Q deutlicher sichtbar als auf der Höhe von J; oft erscheint der Querstreif J der Faser in sich homogen. Die Erscheinung erklärt sich daraus, dass Q stärker lichtbrechend ist als das Sarkoplasma, welches hinsichtlich seiner Brechbarkeit mehr mit J übereinstimmt.

4. J ist leichter dehnbar als Q.

5. Bei Einwirkung schrumpfender Mittel, z. B. Alkohol, schrumpfen die Glieder J der Säulchen stark zusammen, während Q viel breiter bleibt. Daher sind im fixierten Präparat in diesem Falle die interkolumnären Spalträume auf der Höhe von J breiter als auf der Höhe von Q.

6. Nach Alkoholhärtung ist die Resistenz der Schichte J geringer als die von Q, worauf nach Rollet die Bowmansche Form des Scheiben-

zerfalls beruht. Der Querbruch geht durch J, bezw. bei Anwesenheit von N, zwischen N und Z oder zwischen N und Q hindurch. Analoge Erfahrungen hatte seiner Zeit schon Engelmann gemacht.

7. Bei Anwendung quellender Mittel quillt Q im Anfang sehr viel leichter und stärker als J. (Der Scheibenzerfall nach Verquellung in Säuren beruht weniger auf der besonderen chemischen Natur von Q [Rollet, Rutherford], als vielmehr darauf, dass der Querschnitt J + Z + J durch die resistente Grundmembran zusammengehalten und auf diese Weise vor vollständiger Zerstörung geschützt wird.)

8. Die Unterschiede der Färbbarkeit beruhen meiner Meinung nach ebenfalls wesentlich auf der verschiedenen Dichte von J und Q (vergl. auch Engelmann [34], pag. 509 f. und [30] pag. 20 f.). Q ist bekanntlich stark, J nur schwach färbbar; man kann sogar die denkbar stärksten Gegensätze der Färbung zwischen J und Q produzieren. Bei geschickter Anwendung des Eisenhämatoxylins erhält man z. B. Q undurchsichtig schwarz, J farblos weiss. Dies spricht aber alles nicht direkt für eine besondere chemische Verschiedenheit der beiden Streifen, speziell nicht für die Anwesenheit einer spezifischen „chromatischen" Substanz innerhalb von Q (Merkel, Rutherford, Tourneux), vielmehr weisen alle Erfahrungen der feineren Färbungstechnik daraufhin, dass bei so starken Unterschieden der Substanzdichte, wie sie hier vorliegen, notwendig derartige Färbungsdifferenzen auftreten müssen. Chemische Verschiedenheiten mögen ja wohl vorhanden sein, aber auf eine so einfache Art können sie nicht nachgewiesen werden.

Somit scheint der einzige durchgreifende Unterschied der zu sein, dass Q doppeltbrechend oder anisotrop, J einfach brechend oder isotrop ist. So wertvoll nun auch unter Umständen die Anwendung des Polarisationsmikroskopes zur Untersuchung der Struktur, besonders behufs Identifizierung der Schichten gewesen ist, so wenig ist die Thatsache zu bestreiten, dass das optisch verschiedene Verhalten beider Schichten an sich total unverständlich ist. Die Brückesche These, dass der Streifen Q aus einer Summe gleichgerichteter kleinster krystallinischer Teilchen bestehe, welche dann ferner wegen der Formveränderlichkeit von Q in ein plastisches Medium eingebettet zu denken wären, ist nichts anderes als eine Umschreibung der Thatsachen. Wirklich herausgekommen ist bei der ganzen Angelegenheit noch nichts, insofern eben der systematische Wechsel einfach- und doppeltbrechender Schichten vorläufig für uns noch ein sinnloses Faktum ist. Daher möchte ich die Frage aufwerfen, ob ein solcher prinzipieller Gegensatz denn wirklich statthat, ob nicht vielleicht J in Wahrheit ebenso doppeltbrechend ist wie Q und nur als

so schwach doppeltbrechend angenommen werden muss, dass dies bis jetzt nicht deutlich nachweisbar war. Ich möchte diese Frage denjenigen Herren nahelegen, welche derartige Untersuchungen schon betrieben haben. Vielleicht würden dann die optischen Differenzen ebenso mit der verschiedenen Substanzdichte der Schichten J und Q in Zusammenhang zu bringen sein, wie die übrigen unterschiedlichen Verhaltungsweisen. Kann man mit Nasse und anderen Spannung als Ursache der Doppeltbrechung ansehen, so lässt sich nicht einsehen, warum nur innerhalb des Streifens Q eine metamikroskopische Struktur sich herstellen sollte, die den Spannungsphänomenen des ruhenden und arbeitenden Muskels konform ist; vielmehr müsste man eine analoge Struktur auch für J fordern. Ich komme also darauf hinaus, mit Wagener, von Koelliker und Retzius eine ursprüngliche Identität der gesamten Materie der Muskelfibrille zu verteidigen, welche eben ihrem Wesen nach als ein zusammenhängender Plasmafaden zu nehmen wäre. — Damit lassen wir diesen Gegenstand fallen.

(21.) Was die offenbar schon von Dobie (1849) beobachtete Aufhellungszone Qh zu beiden Seiten von M anlangt, so ist darüber nicht viel zu berichten. Sie lässt sich, wie ich denke, schon im Leben (Engelmann, Frédéricq) ganz gut erkennen und tritt im gefärbten Präparate meist als ein verwaschener hellerer Streifen hervor. Die Aufhellung ist in der Nachbarschaft von M am bedeutendsten, nach den Enden von Q hin nimmt sie successiv ab. Bei Gelegenheit der Eisenhämatoxylinfärbung bekommt man diesen Streifen (Qh) häufig als scharf begrenztes farbloses Band auf schwarzem Untergrunde, und zwar ist bei einem geringen Grade der Extraktion die farblose Zone nur schmal (so dass sie gelegentlich nur dem Territorium der Mittelscheibe entspricht); wird aber stärker extrahiert, so nimmt die Breite des farblosen Streifens successive zu und man erreicht dann ein Stadium, in welchem jede Hälfte des Fibrillengliedes Q nur noch durch ein schwarzes Kügelchen repräsentiert wird, welches den restierenden Randteil des Streifens vorstellt. Aus diesen Extraktionsphänomenen geht mit ziemlicher Sicherheit hervor, dass die Substanzdichte innerhalb von Q von dem Rande nach der Mitte hin allmählich abnimmt. An und für sich kann diese Abnahme der Dichte nicht sehr gross sein, doch tritt sie eben in den Färbungserscheinungen deutlich hervor. Ebenso zeigt sie sich bei Einwirkung wasserentziehender Mittel, denn der mittlere Teil von Q schrumpft etwas stärker (vergl. oben pag. 91).

Der Streifen Qh darf keinen Anspruch auf Selbständigkeit machen, wie von Rollet besonders betont worden ist; er ist nur ein Abschnitt

von Q und wie dieser doppeltbrechend, und zwar merkbar schwächer (Flögel) oder gleich stark doppeltbrechend (Engelmann)[1]).

Mitunter zeigt der Streifen Q besondere Komplikationen, namentlich bei Dehnung der Faser, wovon schon oben gesprochen wurde (pag. 81). Hierher gehört auch die Beobachtung von Rollet, dass die Aufhellungszone Qh mitunter durch einen mittleren dunklen Streif, welcher offenbar die Mittelscheibe in sich enthält, aber nicht mit ihr zu verwechseln ist, in zwei Abschnitte zerlegt wird. Ferner hat Wagener ([138], pag. 253) davon gesprochen, dass die anisotrope Querscheibe (bei Insektenmuskeln) weiterhin noch in kleine Kügelchen zerfällt, welche den Fibrillen nach geordnet und durch isotrope Substanz miteinander verbunden sind. Durch diese Anordnung erscheine der Streifen Q wiederum in sich quergestreift, aber in sehr feiner Weise. Sind die erwähnten Kügelchen nicht direkt zu sehen, so kann man sie durch entsprechende Maceration zum Vorschein bringen. Ähnliche einschlägige Beobachtungen findet man auch bei Retzius und Martin.

(22.) Ursprünglich scheint die Meinung weit verbreitet gewesen zu sein, dass bezüglich der Höhe der Muskelfächer die Muskeln der verschiedensten Geschöpfe überall miteinander übereinstimmen. Aber schon bei Krause ([68], pag. 110) findet man die Angabe, dass die Muskelkästchen um so niederer sind, je rascher die Kontraktion vor sich geht. Dass dies im allgemeinen nicht zutrifft, hat später Engelmann gezeigt, dem wir genaue Messungen über die Höhe der Muskelfächer bei verschiedenen Geschöpfen verdanken; er zeigte, dass der Abstand zweier Streifen Z bei verschiedenen Tieren enorm verschieden sein kann, bis 17 μ bei Gliedertieren, bis unter 3 μ bei Wirbeltieren, und dass sich ein durchgehendes physiologisches Prinzip hierbei nicht aufdecken lässt. Im allgemeinen haben, wie bekannt, die Gliedertiere eine breitere Querstreifung als die Wirbeltiere; dabei haben dem Krauseschen Prinzip entgegen unter den letzteren die Schildkröten bei träger Bewegung eine sehr enge Querstreifung (Engelmann), unter den ersteren die Flügelmuskeln der Insekten bei zum Teil ausserordentlich flinker Kontraktion sehr breite Streifen. Nasse ([95], pag. 69) hat nun dieser Angelegenheit eine andere Wendung zu geben versucht. Er meint, man dürfe nicht die Muskelfächer verschiedener Geschöpfe mit Bezug auf ihre Höhe vergleichen, sondern man müsse bei demselben Geschöpfe bleiben: dann stelle sich heraus, dass Muskeln mit engerer Querstreifung einer schnelleren

[1]) Man achte auf den eigentümlichen Widerspruch bei Rollet: Qh soll nur ein Teil von Q sein, dabei aber einfach brechen!

Zusammenziehung fähig seien. Diese Angabe möchte einer weiteren Prüfung wert sein.

(23.) Zusammenfassung über die Streifen Q und J; **Aufgaben der weiteren Untersuchung.**

1. Die Streifen Q und J sind für das Muskelgewebe im Vergleich mit dessen übrigen Struktureigentümlichkeiten im besonderen Grade charakteristisch; sie stehen offenbar in näherem Zusammenhange mit der Funktion der Verkürzung und Arbeitsleistung.

2. J ist wasserreicher, durchsichtiger, dehnbarer, schwächer lichtbrechend, leichter schrumpfend, weniger quellungsfähig, im fixierten Zustande leichter brüchig und weniger färbbar als Q.

3. Diese Differenzen scheinen durchgehends mit der geringeren Dichte von J in Zusammenhang zu stehen.

4. Q ist doppeltbrechend, J nach den bisherigen Untersuchungen einfach brechend.

5. Der nicht scharf begrenzte Streifen Qh ist nur ein Teil von Q und doppelt brechend wir dieser. Seine Eigenschaften scheinen sich darauf zurückzuführen, dass die Dichte des Streifens Q von seinem freien Rande her gegen die Mittelscheibe hin allmählich abnimmt.

6. Der zwischen zwei Streifen Z gelegene Abschnitt der Muskelfaser, das Muskelfach, stellt zugleich ein physiologisches Element vor, innerhalb dessen alle materiellen Bedingungen für das Zustandekommen der Kontraktion bereits gegeben sind (Engelmann).

Die beiden Streifen Q und J sind durch viele Untersuchungen recht gut bekannt geworden. Im weiteren dürfte es sich wesentlich darum handeln, die feinere Zusammensetzung des Streifens Q, in betreff deren schon mehrfache Andeutungen vorliegen, näher zu ermitteln. Hier könnte man vielleicht zu Resultaten kommen, wenn man den zu untersuchenden Muskel durch Gewichte in so hohem Grade dehnte, als irgend mit der Erhaltung der feineren Struktur verträglich gedacht werden kann.

V. Kapitel: Der thätige Zustand der quergestreiften Muskelsubstanz.

(24.) Es würde eigentlich meine Aufgabe sein in nachfolgendem Kapitel die Veränderungen des mikroskopischen Bildes bei der Kontraktion zu besprechen und zu zeigen, in wieferne jene mit der physiologischen Leistung in Zusammenhang gebracht werden können.

Einer solchen Aufgabe könnte man mit Aussicht auf Erfolg jedoch nur dann näher treten, wenn wirklich die Bearbeitung des vorliegenden Gebietes zu einer grösseren Reihe übereinstimmender Resultate geführt hätte. Dies ist jedoch nicht der Fall. Es hat sich zwar eine grosse Reihe von Autoren gewöhnlich unter dem gänzlich unzutreffenden Titel einer „Kontraktionstheorie" über den Wechsel des mikroskopischen Bildes bei der Zusammenziehung und über die physiologische Erklärung desselben ausgelassen, doch sind sehr viele derartige Versuche von vornherein als missglückt anzusehen, da sie auf dem Boden einer irrtümlichen Auffassung der Muskelstruktur. entstanden sind. Hält man sich aber, — um wenigstens einen vorläufigen Überblick zu gewinnen, — selbst nur an eine kleine Reihe von bedeutenderen Autoren, welche in der Auffassung der Muskelstruktur, was die Fibrillierung und die Querstreifung im ruhenden Zustande anlangt, in den wesentlichsten Punkten übereinstimmen, so trifft man auch bei diesen bezüglich der Feststellung und Auslegung der Bilder des thätigen Zustandes doch noch auf eine so ausserordentliche Reihe von Kontroversen, dass der Referent trotz des besten Willens nicht in der Lage war, einen mutmasslichen Ausgleich zu finden und zu einer einheitlichen Auffassung der Dinge zu kommen. Da es nun im Sinne dieser Zeitschrift, welche „Ergebnisse" oder wenigstens „Essays", Versuche systematischer Übersichten, bringen soll, nicht gelegen ist eine grössere Reihe völlig widersprechender Daten und Ansichten referendo zusammenzustellen, so beschränke ich mich im Folgenden auf das Allerwesentlichste mit dem Zweck, es in meiner Darstellung so weit zu bringen, dass mit Klarheit hervorgeht, wie überaus notwendig eine umfassende Neubearbeitung des Gegenstandes ist. —

(25.) Die Möglichkeit der Untersuchung der Kontraktionserscheinungen beruht vor allem darauf, dass die überlebenden Muskeln, besonders der Insekten, leicht spontane Zusammenziehungen zeigen, und zwar entweder „totale", welche „blitzähnlich" sich einstellen und das Bündel in ganzer Ausdehnung betreffen oder lokale, die in Wellen- oder Knotenform über den Muskel hinweglaufen. Beobachtungen dieser Art sind schon von Bowman gemacht worden (später von E. H. Weber, Will, Koelliker, Brücke u. a.), aber erst in neuerer Zeit haben sie das Aufsehen der Forscher in höherem Grade erregt. Rollet besonders [144] hat eine treffliche Beschreibung dieser Dinge gegeben. Die Muskeln sterben aber auch leicht in mehr oder weniger kontrahiertem Zustande ab, sodass auf Grund des fixierten Präparates nach Vergleichung der relativen Höhe der Muskelfächer ein Urteil über die Serie der mikrosko-

pischen Bilder, die bei der Zusammenziehung entstehen, abgegeben werden kann (Frédéricq). Ferner haben wir in den Dauerpräparaten häufig die sogen. „fixierten Kontraktionswellen", d. h. es zeigen sich an dem im übrigen ruhenden Primitivbündel knoten- bis spindelartige Verdickungen (Fig. 18), in deren Mitte die am stärksten kontrahierten Muskelfächer liegen, während nach den Enden hin ein günstigen Falls sehr allmählicher Übergang zum völligen Ruhezustande statt hat. Hier ist dann unter Umständen möglich die ganze Serie der Übergangsbilder von der Ruhe zur Thätigkeit in einer Flucht neben einander zu beobachten. Solche fixierten Kontraktionswellen sind zuerst von Bowman, später besonders von Hensen, Flögel, Merkel, Engelmann, Schäfer, Rollet und anderen untersucht worden.

Hierbei hat Rollet die Bemerkung gemacht, dass die fixierten Kontraktionswellen im Verhältnis zu den am lebenden Muskel beobachteten meistens sei es um ein Weniges, sei es um ein Vielfaches an Grösse überragen. Dies veranlasste ihn den Modus der Entstehung jener langen „fixierten Kontraktionswellen" innerhalb der letzten Augenblicke des im Verlöschen begriffenen Lebens näher zu untersuchen und er giebt davon folgende Beschreibung:

Es bildet sich an irgend einer Stelle der Muskelfaser ein verdickter Wulst und die so entstandene Welle läuft nun wie gewöhnlich, indem sie sich durch Einsinken des mittleren Wellengipfels in zwei Hälften teilt, nach beiden Enden der Faser hin ab. Allein es bleibt an jener Stelle, welche zuerst in Kontraktion geriet, ein kleiner Abschnitt in kontrahiertem Zustande bestehen; sei es, dass er abgestorben ist, sei es, dass eine Dauerkontraktion vorliegt, welche erst später durch den Tod vollständig fixiert wird. Neue Wellen bilden sich nun in der Weise, dass sie von der Stelle der Dauerkontraktion her ihren Ursprung nehmen; doch lassen sie ebenfalls kontrahierte Abschnitte zurück, welche sich an die erstmals kontrahierten Teile angliedern, so dass die kontrahierte Gesamtstrecke sich verlängert. Dieser Vorgang bricht nun entweder plötzlich ab, oder es tritt sehr rasch eine beträchtliche Verlangsamung im Ablauf der Wellen ein. „Die letzten Wellen nehmen in geringer Entfernung von ihrem Ausgangspunkte sehr beträchtlich an Höhe ab, bis schliesslich die ganze Bewegung mit einer gegen das erschlafft bleibende Faserende hin gleichsam verrinnenden Welle aufhört." In diesem Falle reiht sich also an das kontrahierte Muskelstück nicht plötzlich ein erschlafftes an, sondern wir haben einen allmählichen Übergang von dem kontrahierten zum erschlafften Teil. Es werden also jene fixierten Stellen, welche man als lange allmählich anschwellende Bäuche in den fixierten Präparaten findet, **successive** angelegt.

Diese Beschreibung Rollets scheint mir im Grunde genommen kein Gewähr dafür zu geben weder, dass die zeitlich aufeinander folgenden Stadien der Kontraktion innerhalb einer solchen „angelegten" Welle in wirklich analoger räumlicher Folge sich aufstellen, noch auch dafür, dass nicht verschiedene im übrigen vielleicht unwesentliche Varianten der mikroskopischen Bilder **desselben** Stadiums der Zusammenziehung neben einander auftreten, was dann bei dem Beobachter eine irrtümliche zeitliche Differenzierung wesentlich zusammengehöriger Phasen zur Folge haben könnte. Es scheint mir also möglich, dass die fixierten Wellen unter Umständen nicht eine streng systematische, sondern eine unsystematische Sammlung der verschiedenen Zustände der Muskelfächer sind, ein Punkt, auf den man immerhin achten müsste.

Ein ferneres Mittel der Untersuchung sind die sogen. „seitlichen" Kontraktionswellen (Merkel, Engelmann, Ranvier, Foettinger u. a.). Hierbei handelt es sich darum, dass die Fächer einerseits an der Oberfläche der Faser an umschriebener Stelle in kontrahiertem Zustande, an der entsprechenden gegenüberliegenden Stelle dagegen in Ruhe befindlich sein können; dann findet man die sämtlichen Übergänge von der Ruhe zur Thätigkeit in der Querrichtung der Faser neben einander geordnet.

(26.) Mit Übergehung früherer Bestrebungen beginne ich nunmehr mit Merkel. Merkel lieferte in den Jahren 1872 und 1873 eine zusammenhängende ausführliche Untersuchungsreihe über die Struktur des Muskels und besonders auch über die Kontraktion. Merkel beschrieb hier als erster, wie beim Übergang in den kontrahierten Zustand sich ein „Zwischenstadium" einschaltet, in welchem die Faser ein mehr gleichartiges anscheinend homogenes Ansehen gewinnt. Ein vollständiger Verlust der Querstreifung (vergl. hier Fig. 13) ist in diesem Momente ja allerdings nicht vorhanden, wie wir jetzt wissen; aber die Beobachtung, dass die Streifen Q und J die Unterschiede ihrer Helligkeit und Färbbarkeit zu dieser Zeit in starkem Grade ausgleichen und dass infolge dessen das Bild der Querstreifung stark zurücktritt, ist vollkommen richtig (vergl. hier Fig. 18). In völlig kontrahiertem Zustande der Faser sah Merkel die Querstreifung wiederum sehr deutlich hervortreten, und er stellte bereits fest, dass diese neuerdings zu beobachtende Querstreifung von jener des ruhenden Muskels total verschieden ist. Es entsprechen nämlich jetzt die dunklen Querzonen nicht mehr dem Niveau von Q, sondern der Umgebung von Z, während umgekehrt die hellen Querzonen den mittleren Teilen des Muskelfaches entsprechen (vergl. Fig. 17, 18, auch 13). Mithin kommt,

wie man sich oft ausgedrückt hat, eine Umkehrung des Querstreifungsbildes zu stande, ein Ausdruck, der indessen nicht im strengen Sinne wörtlich zu nehmen ist; vor allem ist der dunkle Streif der kontrahierten Faser (Kontraktionsstreif, Kontraktionsscheibe) sehr viel schmaler als der dunkle Streif der ruhenden. Diese Erscheinungen wurden gleichzeitig von Flögel, unmittelbar darauf auch von Engelmann gesehen und beschrieben.

Merkel glaubte damals aus der „Umkehr" der Querstreifung einen Platzwechsel der kontraktilen Substanz herleiten zu müssen. Während des Ruhestadiums sei diese um die Mittelscheibe herum angehäuft (Streifen Q), sie verbreite sich darauf durch das ganze Muskelelement hindurch (Zwischenstadium oder homogenes Stadium) und lagere sich schliesslich bei völliger Kontraktion an die Zwischenscheibe an (Kontraktionsstreif).

Etwa ein Jahrzehnt später (1881) erschien eine weitere Fortsetzung der Merkelschen Arbeiten. Flögel und Engelmann hatten inzwischen festgestellt, dass ein Platzwechsel der doppeltbrechenden Substanz aller Wahrscheinlichkeit nicht statt hat, und so unterschied jetzt Merkel zwischen der ruhenden doppeltbrechenden („disdiaklastischen") und der wandernden „kinetischen" Substanz; von diesen beiden Materien sollte nur die letztere stark färbbar sein und durch ihren Ortswechsel den Wandel der Färbbarkeit während Ruhe und Kontraktion bedingen. Mithin sind beide Materien während der Ruhe im Streifen Q innig mit einander vermischt; sie trennen sich aber während der Kontraktion, indem die kinetische und zugleich „chromatische" Substanz gegen den Streifen Z hin wandert und sich an diesen anlegt, um mit ihm zusammen den stark färbbaren Kontraktionsstreifen zu bilden, während die doppeltbrechende Materie an ihrem Orte verharrt (oder auch nach Merkel die erstere Substanz bei ihrer Wanderung in verschiedenem Grade begleitet). Zu den genannten Stoffen kommt noch die wasserreiche „plasmatische" Substanz hinzu, welche den Streifen J der ruhenden Faser bildet und während der Kontraktion von der doppeltbrechenden Masse (Q) aufgenommen wird, was einem Quellungsvorgang gleich zu achten wäre.

Vielleicht würde Merkel heutzutage einen effektiven Ortswechsel der im Muskelfach vorhandenen färbbaren Materie nicht mehr vertreten; man kann ja die Muskelfibrille nur für einen Protoplasmafaden nehmen und es ist schwer einzusehen, wie innerhalb desselben so komplizierte Stoffwanderungen sich vollziehen sollten; denn bei Lichte besehen handelt es sich ja nicht um ein Wandern nur einer Materie in bestimmter Richtung, vielmehr müssten kinetische und plasmatische Substanz sich in zwei

genau entgegengesetzten Richtungen durcheinander fortbewegen. Aber Merkel brachte in dieser neuen Arbeit auch positive neue Daten, welche sich bewährt haben. Der Autor schildert, wie während der Kontraktion (pag. 671 ff bei Merkel [88]; hier Fig. 17) entlang dem freien Rande des Streifens Q (der Lage nach zwischen J und Q) ein feines dunkles Band, der „Randsaum" auftritt, welcher einfach brechend ist und im weiteren Verlaufe sich gegen den Streifen Z anlagert, während der Streifen Q im übrigen hell wird. Wir haben also eine neue Schilderung der Entstehung des Kontraktionsstreifens (Fig. 17 hier). Eine Schilderung ähnlicher Art, welche sich offenbar auf denselben Vorgang bezieht, hatte kurz zuvor schon Nasse gegeben (44), doch ist es bei diesem Autor der Streifen Q in eigener Person, welcher mit seinem Randteil („Endstreifen") in die „Kontraktionsscheibe" eingeht. Letztere ist trotz der angeblichen Abstammung aus dem Streifen Q einfach brechend. Nasse untersuchte an Muskelfasern mit Nebenscheiben, welche er während der Kontraktion verschwinden lässt, ohne dass man weiss, wo sie eigentlich hinkommen. Auch Rutherford hat von den in Frage stehenden Vorgängen (1897) eine Schilderung gegeben, die den Merkelschen Angaben im Grunde genommen ganz analog ist. Er lässt zunächst die färbbare Substanz des Streifens Q in dessen Randteil zusammentreten, wodurch an dieser Stelle eine Verdichtung entsteht, die wiederum wohl nichts anderes ist als der Merkelsche Randsaum und der Nassesche Endstreif; alsdann soll der Kontraktionsstreifen aus dem Zusammentreten der Elemente des hellen Querbandes unter Hinzuziehung des verdichteten Randteiles von Q entstehen. Tourneux endlich hat die Merkelsche Auffassung sogar in Bausch und Bogen acceptiert.

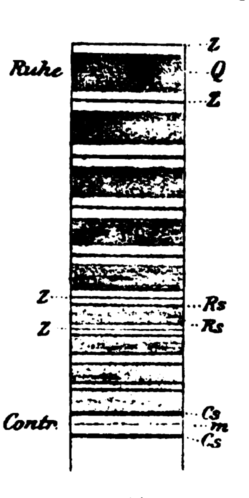


Fig. 17.

Schema der Muskelkontraktion mit Randsäumen (Rs). Cs Contractionsstreif; über m vergl. pag. —. Nach Merkel [88]. Fig. 19.

(27.) Den Untersuchungen Merkels gehen diejenigen Engelmanns parallel. Wir entnehmen seinen Arbeiten die folgenden wesentlichen Daten.

Der Muskel kann sich im ganzen um etwa 80—90% verkürzen ([27], pag. 161), wobei das Volumen des Organs oder des Muskelfaches sich nicht ändert, bezw. vielleicht um ein Geringes abnimmt. Auch er unterscheidet ein Übergangsstadium, welches sich gewöhnlich zwischen

Ruhe und Kontraktion einschaltet. Es wird erreicht, wenn die Gesamtverkürzung wenigstens 25—30 % beträgt. Das „Umkehrungsstadium" tritt erst auf, wenn die Verkürzung 50 % erreicht oder überschreitet; die mikroskopisch sichtbaren Veränderungen des Muskels werden im wesentlichen dadurch bedingt, dass das helle Querband oder die einfach brechende Schicht Wasser abgiebt an das dunkle Querband oder die doppeltbrechende Schicht, welche letztere hierdurch zur Quellung, Verkürzung und Verdickung gebracht wird. Da die quellungsfähigen Teile somit im Streifen Q gelegen sind, ist dieser speziell der Sitz der Kontraktilität, während die isotrope Substanz, besonders auch die Grundmembran nur der Sitz elastischer, der Verkürzung im allgemeinen entgegenwirkender Kräfte sind. Die quellungsfähigen kleinsten kontraktilen Teilchen (Inotagmen) sind faserartig zu denken ([27], pag. 177 f.; [31]) und liegen mit der Faserachse parallel zur Faserrichtung des Muskels; beim Maximum der Kontraktion würden sie sich zur Kugel abrunden.

Diese theoretischen Vorstellungen wurden direkt aus den für die Muskelkontraktion grundlegenden Erscheinungen abstrahiert und stehen daher mit den mikroskopischen Daten in vorzüglichem Einklang. Die Thatsache des Überganges von Wasser aus der isotropen Schichte in die anisotrope ist durch Engelmann auf Grund eingehender Messung vollkommen sicher gestellt worden und erklärt sich hieraus im grossen und ganzen der Wechsel im Aussehen der Faser. Ich füge aber hinzu, dass das Engelmannsche System der Erklärung der in Frage stehenden mikroskopischen Veränderungen nur dann in weitem Umfange zu Recht besteht, wenn von vornherein zugegeben wird, dass die für das mikroskopische Aussehen massgebenden Vorgänge allein innerhalb der fibrillären Substanz vor sich gehen (vergl. oben das Verhalten der Querfadennetze erster Ordnung während der Kontraktion pag. 75). Zieht man dies aber in Zweifel und setzt den Fall, dass wenigstens ein Teil der zur „Umkehr" der Querstreifung führenden Veränderungen innerhalb des Sarkoplasmas sich abspielt, was leicht möglich sein könnte, so hätten wir zwei Reihen parallel laufender Vorgänge innerhalb der fibrillären und der interfibrillären Substanz, und es wäre noch auszumachen, in wieweit der von Engelmann erwiesene Flüssigkeitswechsel zwischen den Schichten J und Q in direktem oder indirektem Zusammenhange mit den Einzelerscheinungen des alsdann komplexen Phänomens der Umkehr der Querstreifung steht.

Ich habe Engelmanns Theorie vorangestellt, damit man seine Beweisstücke besser würdigen könne. Diese bestehen vor allem in einer grossen Reihe sorgfältig ausgeführter Messungen[1]), welche sich auf die

[1]) Bernard hat die Engelmannschen Messungen einer Kritik unterzogen und giebt

systematische Änderung des Verhältnisses der Volumina der einfach- und doppeltbrechenden Schicht während der Kontraktion beziehen. Das Gesamtresultat ist in den folgenden beiden Tabellen enthalten; es sind dies aber nur Durchschnittswerte nach Ausmessungen an 11 verschiedenen Insektenarten, meist Käfern. Die Spezialtabellen möge man bei Engelmann selber einsehen [32]. In der hier beigedruckten Tabelle XIV von Engelmann (pag. 584) findet man in der ersten Kolumne die Höhe des Muskelfaches in Prozenten angegeben, beginnend mit 100 % = Ruhe, dann von Ziffer zu Ziffer um eine Verkürzung von je 10 % fortschreitend; hi bedeutet entsprechend die Höhe der isotropen, ha die Höhe der anisotropen Substanz. Mit der Höhenabnahme geht natürlich am Objekt die Breitenzunahme des Muskelfaches Hand in Hand, und man ersieht nun sehr deutlich, dass die Gesamthöhe von J sehr viel schneller abnimmt als die Höhe von Q, woraus die Volumenzunahme von Q unmittelbar folgt:

H	hi	ha
100 %	56,1 %	43,9 %
90 „	48,0 „	42,0 „
80 „	39,6 „	40,4 „
70 „	32,1 „	37,9 „
60 „	23,1 „	36,9 „
50 „	16,9 „	33,1 „
40 „	10,7 „	29,3 „
30 „	5,7 „	24,3 „

Aus der vorstehenden Tabelle hat dann Engelmann die Volumenzunahme von Q direkt berechnet, wie die nachfolgende zweite Tabelle (Tabelle XV, pag. 585) zeigt. Hier findet man unter Vi und Va das Volum der isotropen und anisotropen Schicht für die verschiedenen Stufen der Verkürzung (H) in Prozenten des Totalvolumens des Muskelfaches; die Kolumne Vi : Va giebt ferner direkt an, wieviel grösser jeweilen das Volumen der anisotropen gegenüber dem Volumen der isotropen Schicht ist:

H	Vi	Va	Vi : Va
100 %	56,1 %	43,9 %	0,83 %
90 „	53,3 „	46,7 „	0,92 „
80 „	49,5 „	50,5 „	1,05 „
70 „	45,9 „	54,1 „	1,16 „
60 „	38,5 „	61,5 „	1,60 „
50 „	33,8 „	66,2 „	1,98 „
40 „	26,8 „	73,2 „	2,64 „
30 „	19,0 „	81,3 „	4,65 „

dabei als pièce de résistence die Behauptung, dass die doppeltbrechende Schicht sich während der Kontraktion nicht merklich verkürze. Dies ist ein offenbarer Irrtum im Hinblick auf die schon erwähnte Thatsache, dass der Muskel sich bis auf 90 % verkürzen kann.

Aus diesen Zahlen geht der von Engelmann behauptete Flüssigkeitswechsel, bezw. die Quellung der doppeltbrechenden Schicht während der Kontraktion unmittelbar hervor. Hiermit sind auch wohl die meisten Autoren (Merkel, Rollet, Schäfer, Rutherford u. a.) im ganzen einverstanden gewesen.

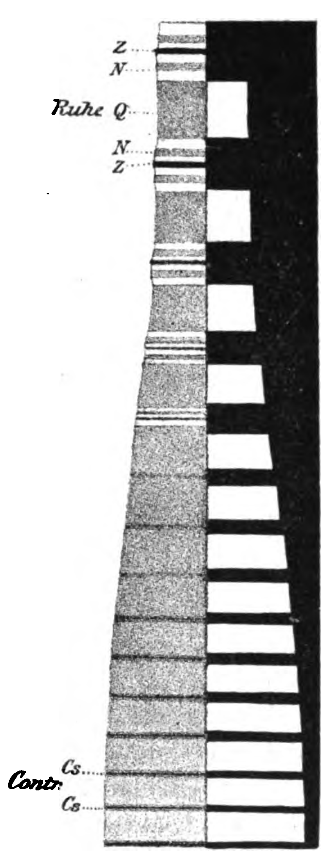


Fig. 18.

Muskelfaser von Telephorus melanurus, in gewöhnlichem Lichte — links —, in polarisiertem Lichte — rechts —; das obere Ende der Faser in ruhendem, das untere in kontrahiertem Zustand. Nach Engelmann [30]. Fig. II.

Die Möglichkeit der Berechnung dieser Zahlen, die Möglichkeit der Ausmessungen am Objekte beruht darauf, dass im Polarisationsapparate, wenn gewisse technische Bedingungen erfüllt werden, das Bild der Querstreifung keinerlei turbulente Änderung, vor allem keine „Umkehr" erleidet, vielmehr durch alle Stadien der Zusammenziehung hindurch der Wechsel von einfach- und doppeltbrechenden Schichten in gleicher Schärfe erhalten bleibt (Fig. 18).

Gerade bezüglich dieses Punktes bestehen allerdings erhebliche Differenzen zwischen Merkel und Engelmann. Merkel fand durchaus nicht in allen Fällen während der verschiedenen Stadien der Zusammenziehung jene regelmässige Folge isotroper und anisotroper Medien, wie dies Engelmann allein zulassen will. Vielmehr kann die doppeltbrechende Materie nach ersterem Autor sich auch durch das ganze Muskelfach hin ausbreiten (im Übergangsstadium) und nach vollendeter Zusammenziehung in erheblicher Weise an der Zusammensetzung des Kontraktionsstreifens (auf der Höhe von Z) teilnehmen. Somit würde dieser im Dunkelfelde des Polarisationsapparates in solchem Falle hell aufleuchten. Diese Aufstellungen haben, was die positiven Daten betrifft, in letzter Zeit durch Rutherford eine wesentliche Stütze erhalten, da nach diesem Autor die Kontraktionsstreifen immer doppeltbrechend, die mittleren Teile des Muskelfaches ebenso doppeltbrechend gefunden werden, nur in geringerem Grade. Schwerlich hat sich Engelmann bei den von ihm untersuchten, sorgfältig ausgewählten Objekten geirrt, wie dies auch Merkel anerkennt,

sodass mithin im günstigen Falle die Identifizierung und Ausmessung der Streifen Q und J durch alle Stadien der Kontraktion hindurch auf Grund der Anwendung des Polarisationsapparates gelingt; verharren nun Q und J nachgewiesenermassen in einigen Fällen an ihrem Platze, so dürfte dies immer der Fall sein. Ist der Kontraktionsstreifen aber unter Umständen doppeltbrechend (Merkel, Rutherford), so würde hierfür eine andere Erklärung zu geben sein. Da Hypothesen billig sind, so möchte ich hierauf nicht näher eingehen, möchte aber zur Erwägung anheimstellen, ob nicht eine Veränderung der optischen Eigenschaften in loco denkbar wäre (Zunahme einer schon anfangs vorhandenen sehr schwachen Doppeltbrechung?).

Mit jener Engelmannschen These, dass J während der Kontraktion an Q Wasser abgiebt, sind im übrigen viele mikroskopischen Daten in gutem Einklang, wie wohl jedermann dem Autor ohne weiteres zugeben wird.

Erstlich kann der Wechsel der Färbbarkeit hierauf bezogen werden; es würde ein effektiver Ortswechsel der färbbaren Materie nicht statthaben, sondern es würde J während der Kontraktion an Substanzdichte zu-, Q an Substanzdichte abnehmen; die „Umkehr" der Querstreifung im Färbungsbilde könnte also eventuell hierauf bezogen werden. Ferner wird J während der Kontraktion dunkler, stärker lichtbrechend und mechanisch fester, Q heller, schwächer lichtbrechend und weicher, was ebenfalls mit einer Änderung des Wassergehaltes in gutem Einklange steht. Es würde also mit der Änderung des Volumens der Schichten J und Q eine Änderung der optischen, mechanischen und färberischen Eigenschaften parallel gehen, welche für beide Streifen naturgemäss entgegengesetzter Natur ist. Dies würde dazu führen, dass auf einem gewissen mittleren Stadium der Zusammenziehung die mikroskopischen und physikalischen Eigenschaften beider Schichten sich derart ausgleichen, dass — im groben betrachtet, der Eindruck eines homogenen oder gleichartigen Übergangsstadiums entstehen kann.

Auch die durch von Ebner (pag. 88 ff.) aufgefundene Thatsache, dass während der Kontraktion die doppeltbrechende Kraft von Q sinkt, steht mit allem diesen in gutem Einklang, ebenso die alte Erfahrung, dass während der Kontraktion das Volum des Muskels um ein Geringes abnimmt (?), denn es ist bekannt, dass quellende Körper ihre Substanz um ein Geringes verdichten.

Bezüglich der Einzelheiten erwähne ich aus Engelmanns Untersuchungen noch folgendes. Der Verfasser hat gefunden, dass die mikroskopischen Bilder der Zusammenziehung auch bei demselben Geschöpf nicht immer total identisch, sondern wechselnde sind. Mir fällt vor

allem auf, dass in dem einen Falle die „Nebenscheibe“ sich dem Streifen Z nähern und mit ihm verschmelzen soll, während Q sich allmählich aufhellt; in einem zweiten Falle dagegen verschmelzen zuerst die Nebenscheiben mit dem Rand von Q, wobei die Schichte E der isotropen Substanz zunächst noch deutlich bleibt (Fig. 18 hier); später verschwindet auch diese und wir haben dann ein deutliches Übergangsstadium, bevor die Kontraktionsscheibe auf dem Niveau von Z sich vollständig ausbildet. Hier möchte ich hinzufügen, dass ein dunkles N, welches sich mit dem Rand von Q verbindet, gewiss wie ein Merkelscher Randsaum aussehen kann und dass die Beobachtungen der beiden Autoren vielleicht zusammenfallen. Es ist nötig, besonders darauf aufmerksam zu machen, dass die früher referierten Autoren wohl den dunklen Randsaum (Endstreifen) beobachtet haben, nicht aber angeben können, wo die Nebenscheibe bei der Kontraktion hinkommt. Randsaum und Nebenscheibe könnten identisch sein.

Frédéricqs Ermittelungen über die mikroskopischen Bilder der Muskelkontraktion stimmen im allgemeinen mit denen Engelmanns überein. Er ging in der Weise vor, dass er zuerst bei einer grösseren Reihe von Muskelfasern, welche sich in den verschiedensten Stadien der Zusammenziehung befanden, jeweilen die Höhe der Muskelfächer ausmass; alsdann ordnet er die mikroskopischen Bilder dieser Muskelfächer schematisch nach Art einer seitlichen Kontraktionswelle in eine Reihe von abnehmender Grösse, so dass an dem einen Ende das vollständig erschlaffte, an dem anderen das vollständig kontrahierte Muskelfach steht. Das Prinzip der Konstruktion ist durchaus gerechtfertigt, denn im allgemeinen wird einer bestimmten Höhe des Muskelfaches ein bestimmter Grad der Zusammenziehung und ein ebenso bestimmtes mikroskopisches Bild entsprechen. Auf allerhand Ausnahmen im einzelnen wird man freilich gefasst sein müssen. Interessant ist in dieser Beziehung der Befund Nasses, dass man bei isometrischer Tetanisation des Muskels, wo also das Primitivbündel fixiert, seine Zusammenziehung gehindert ist, keineswegs das mikroskopische Bild der Ruhe, sondern das Übergangsstadium erhält.

Von Einzelheiten ist noch erwähnenswert, dass durch fast durch die ganze Litteratur hindurch für die kontrahierte Faser ein besonderer dunkler Streif beschrieben wird, welcher auf der Höhe von M liegt, aber mit der Mittelscheibe keineswegs identisch ist (siehe Fig. 17 und Fig. 19). Dass dem so ist, lässt sich sehr leicht an entsprechenden Präparaten konstatieren; der Streif, bei Rollet mit m bezeichnet, ist entschieden gröber als die Mittelscheibe und schliesst diese offenbar in sich ein; woher er

rührt oder welches im genaueren seine Bestandteile sind, lässt sich vorläufig nicht sagen.

(28.) Nunmehr wollen wir zusehen, wie Rollet die gleichen Vorgänge schildert. Hierzu soll uns die Fig. 19 nach Rollet dienen, welche ein Muskelbündel mit „reicher“ Querstreifung, d. h. mit Nebenscheiben, von Staphylinus caesareus vorstellt. Am oberen Ende der Faser haben wir den Ruhezustand, am unteren das Kontraktionsstadium. Die Muskelfächer II, III und IV gehören dem Anfangsstadium, die Fächer V bis VIII dem Übergangsstadium zu. Wir bemerken, abgesehen von der zunehmenden Verkürzung und Verdickung der Faser, wie zunächst die Nebenscheiben sich der Zwischenscheibe mehr und mehr nähern und späterhin, zwischen IV und V, mit der letzteren derart verschmelzen, dass sie dadurch gleichsam in spurloser Weise verschwinden. Das zwischen N und Z gelegene E verschwindet hierdurch gleichfalls von der Bildfläche. Wir haben dann innerhalb des hellen Querbandes nur mehr die Streifenfolge J + Z + J, also einen ähnlichen Zustand, wie bei einer Faser, die von Anfang an kein N zeigte.

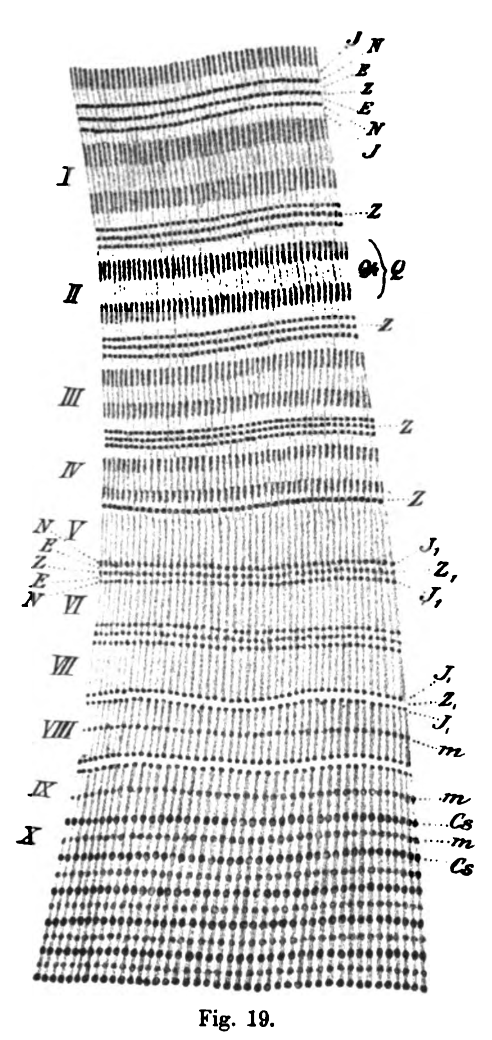


Fig. 19.

Muskelfaser mit angelegter Kontraktionswelle von Staphylinus caesareus. Cs Kontraktionsstreif. Über m vergl. pag. 106. Nach Rollet [110]. Teil II. Taf. II. Fig. 8.

Der Streifen Q ferner ändert seine innere Beschaffenheit in der Art, dass er in allen Teilen gleichmässig durchsichtig und im ganzen heller wird als vorher (in V, VI und VII). Gleichzeitig gehen neue Veränderungen innerhalb der Streifenfolge J + Z + J vor sich; es wird näm-

lich Z heller, J dunkler als vorher (zwischen V und VI, VI und VII); schliesslich blasst Z ganz ab, während J so dunkel wird, wie anfangs die Nebenscheiben waren (zwischen VII und VIII, VIII und IX). Aus der Streifenfolge J + Z + J ist somit eine Streifenfolge von wesentlich neuen Eigenschaften entstanden, welche Rollet mit dem Symbol $J_1 + Z_1 + J_1$ bezeichnet. J_1 ist nun gewiss nichts anders als der Merkelsche Randsaum. In der Mitte von Q tritt ferner der schon erwähnte Streif m auf (VIII und IX). Hierauf verschmelzen $J_1 + Z_1 + J_1$ (in den meisten Fällen) so vollständig, dass dadurch eine (scheinbar!) einheitliche Kontraktionsscheibe (Cs) entsteht. Zwei benachbarte Cs fassen nunmehr ein umgewandeltes Q (Q_1) zwischen sich. Es steht somit schliesslich Cs an Stelle des hellen Querbandes, Q_1 an Stelle des dunklen Querbandes.

Liest man die Arbeiten Rollets ohne die übrige Litteratur näher zu kennen, so hat man leicht den Eindruck, als ob in ihnen das letzte erreichbare Ende aller mikroskopischen Feinarbeit gegeben sei; es kommt mir daher schwer an, gegen die Authentizität dieser Darstellung Einwände zu erheben.

Hören wir nun aber dagegen Schäfer! Dieser Autor findet an den isolierten Säulchen der Flügelmuskulatur der Insekten merkwürdiger Weise keine Umkehr der Querstreifung[1]). Bei den gewöhnlichen Extremitätenmuskeln der Insekten aber führt er den Kontraktionsstreifen nicht auf eine Veränderung innerhalb der Fibrillen, sondern auf eine Ansammlung des Sarkoplasmas in der nächsten Umgebung der Grundmembran zurück. Dass etwas derartiges während der Kontraktion statt hat, davon war schon mehrfach die Rede (pag. 75). In der That hat Schäfer die Entstehung, ich will nicht sagen: „des", sondern eines Kontraktionsstreifens auf Grund der optischen Verschmelzung der Substanz der Querfadennetze I. Ordnung bereits im Jahre 1873 abgebildet; nur wurde diese Erscheinung damals anders aufgefasst. — Gehen wir ferner auf die letzte Arbeit von Retzius über, so finden wir einige mit Schäfer übereinstimmende Daten. Denn bei ersterem Autor nähern sich während der Kontraktion jene Querkörnerreihen, welche an der Stelle der Rolletschen Nebenscheiben stehen, aber den Querfadennetzen zugehören (Sarkosomen), einander, bezw. dem zwischen ihnen befindlichen Streifen Z so stark, dass dadurch ein dunkles Querband gebildet wird, welches dem Kontraktionsstreifen von Rollet zum mindesten vollkommen analog ist.

Wir kommen also zu ausserordentlichen Widersprüchen; bei den einen Autoren entsteht die sogenannte Umkehr der Querstreifung durch

[1]) Vergl. auch hier die Fig. 13 nach Ramón. Der Kontraktionstreif ist nur schwach und in nicht sehr charakteristischer Weise ausgeprägt.

eine Summe spezifischer Veränderungen in der fibrillären Masse, bei den anderen dagegen ist der Kontraktionsstreif durch Lageverschiebungen innerhalb der sarkoplasmatischen Substanz bedingt. Man wird sich billig fragen, ob nicht eventuell beides wirklich zutrifft, so dass die einen durch bestimmte Hülfsmittel die Veränderungen der fibrillären Substanz, die anderen durch andere Mittel die Veränderungen innerhalb des Sarkoplasmas in Erfahrung brachten. Allein wenn ich auf eine Reihe eigener Beobachtungen an den schon oben erwähnten Eisenhämatoxylinpräparaten vom Hirschkäfer reflektieren darf, so scheint mir die Situation doch nicht gut für Kompromisse geeignet zu sein.

An jenen Präparaten zeigte sich eine prächtige Pseudonebenscheibe, wie Retzius sie beschrieben hat (Fig. 14 hier), bestehend aus groben, tintenschwarz gefärbten interkolumnären Körnern oder Sarkosomen (analog dem ersten Muskelfach der Fig. 19). Diese höchst soliden Körper geben sich den Anschein als verschwänden sie während des Übergangsstadiums in spurloser Weise, wie dies Rollets Nebenscheiben auch thun, und wie dies andere Autoren schon früher berichtet haben (vergl. pag. 101), und es kam dann ein Bild zum Vorschein, welches fast identisch ist mit dem Bilde des Segmentes VIII in Fig. 19, nur dass es mir auf allen Stadien gelang den Streifen Z zu färben, welcher während aller Phasen der Kontraktion konstant ist. Als ich nun den dort (bei VIII, Fig. 19) sichtbaren Randsaum (bei Rollet J_1) genauer betrachtete, stellte sich heraus, dass derselbe (jedenfalls in meinen Präparaten) wiederum nichts anderes ist als die Querreihe der Sarkosomen oder die Pseudonebenscheibe von Retzius. Die „Nebenscheibe" meiner Präparate verschwindet also nicht, wie es den Anschein hatte, sondern es verkürzen sich die Säulchenglieder J so stark, dass dadurch der Rand von Q in das Niveau der Pseudonebenscheibe gebracht wird; indem nun beide Teile sich über einander projizieren, entsteht der Randsaum als ein Trugbild. Dieser imponiert als etwas ganz Neues; lässt man sich täuschen, so muss man annehmen, dass die „Nebenscheiben" inzwischen „spurlos" verschwunden sind. Bis zu diesem Stadium waren in meinen Präparaten die Säulchenglieder Q immerhin noch in grauem Tone färbbar und die Sarkosomen von Retzius nehmen sich in vielen Fällen ganz so aus, als seien sie nur Endanschwellungen dieser Säulchenglieder, also zu diesen gehörig. Blasst nun in weiterem Verlaufe der Kontraktion der Streifen Q ganz ab, so dass er weiss und durchsichtig wird, dann isoliert sich die Pseudonebenscheibe, welche nach wie vor ihre schwarze Tinktion beibehält, wiederum vollständig im mikroskopischen Bilde. Hatte man sich vorher zu überzeugen geglaubt, dass sie im Über-

gangsstadium (wo sie in Wahrheit den Randsaum bildet) vollständig verschwindet, so ist sie jetzt plötzlich genau eben so deutlich, wie sie es im Anfang war. Nur liegen jetzt die Sarkosomenreihen ganz dicht an Z an und im Falle sie mit der Grundmembran zu einer Verklumpungsfigur verschmelzen, kommt es zur Bildung eines regelrechten „Kontraktionsstreifens". Mithin stimmen meine Präparate mehr mit denen von Retzius und mit der Anschauung von Schäfer überein. Auch bei Ranvier habe ich ([102], pag. 251) eine Beschreibung des Verhaltens der „Nebenscheiben" gefunden, welche genau mit meinen Beobachtungen zusammenfällt.

Fragen wir nun, ob Rollet vielleicht in Irrtümer geraten ist, so liegt die Möglichkeit immerhin vor, da er seine Untersuchungen nie an feinen Schnitten kontrolliert hat. Stellt man sich auf die Seite von Retzius, so wäre der hier reproduzierten Abbildung von Rollet (Fig. 19) folgende Deutung zu geben.

Die fixierten Wellen enthalten nicht die zeitlich auf einander folgenden Stadien in analoger räumlicher Anordnung (vergl. oben pag. 98 f.). Vielmehr haben wir hier neben einander verschiedene in geringem Masse von einander abweichende Arten der Zusammenziehung der Muskelfächer. Zwischen IV und V haben wir den ersten Fall von Engelmann, dass die „Nebenscheibe" mit dem Streifen Z verschmilzt, zwischen VII und VIII aber haben wir den zweiten Fall von Engelmann (vergl. oben pag. 105 f.), dass die „Nebenscheibe" zunächst (und nur scheinbar) mit Q in Berührung tritt. Was aber den Zustand des einfach brechenden Querbandes zwischen V und VI, VI und VII anlangt, so würde derselbe der Sache nach identisch sein mit den entsprechenden Bildern zwischen II und III, III und IV. Für diese letztere Auffassung möchte ich folgendes schwerwiegende Moment aus Rollets eigener Abbildung geltend machen. Wir sehen hier (zwischen V u. VI, VI u. VII) drei feine dunkle Querstreifen neben einander. Der mittlere ist auf alle Fälle der (unveränderte) Streifen Z. Von den beiden benachbarten behauptet Rollet, dass es ein dunkel gewordenes J sei. Allein wenn dies richtig wäre, dann müsste innerhalb eines jeden Säulchens bei gleicher Helligkeit der drei Glieder J, Z, J diese Gruppe einen in sich homogenen stäbchenähnlichen Körper bilden. Das ist ja aber garnicht der Fall. Vielmehr herrscht da keine Homogeneität. Auch hat der Autor an dieser Stelle überhaupt garnicht blos drei Streifen, sondern er hat deren fünf, nämlich drei dunkle, deren jeder vom anderen durch einen helleren Zwischenstreifen getrennt wird. Fragen wir, welches diese fünf Streifen sind, so ergiebt sich, dass es nach Rollets Bezeichnungsweise ausschliesslich nur N + E + Z + E + N sein kann, wie ich dies linker Hand in Fig. 19 angemerkt habe. Mithin

wäre dann die Streifenfolge zwischen VI und VII, V und VI identisch mit der Streifenfolge zwischen I und II, nur dass der Streifen J beiderseits fehlt. Das totale Verschwinden des Streifens J wäre aber für den Fall, dass die Querkörnerreihe „N" nicht den Fibrillen, sondern dem Sarkoplasma zugehört, ein nur scheinbares, denn in diesem Falle gäbe es nicht zwei verschiedene Glieder J und E des hellen Streifens, welche durch ein N getrennt werden, sondern es gäbe nur ein einziges einheitliches J.

Alle diese Erörterungen kann ich nur als Mutmassungen bezeichnen und ich stelle sie der Erwägung anheim. Im übrigen glaube ich den Gegenstand soweit geführt zu haben, dass klar hervortritt, wie dringend notwendig eine erneute mikroskopische Untersuchung der Muskelkontraktion ist. Diese dürfte an der Hand dünner Schnitte und moderner Färbungsmittel keinerlei Schwierigkeiten bereiten. Schliesslich ist selbstverständlich, dass ich darauf verzichte aus dem vorstehenden Kapitel besondere „Ergebnisse" in Form eines Resumés zusammenzustellen.

II.

Muskel und Nerv.

Von

K. v. Bardeleben, Jena.

Litteratur.

1894. Nussbaum, M., Nerv und Muskel: Abhängigkeit des Muskelwachstums vom Nervenverlauf. Verhdl. d. anat. Gesellsch. 8. Versamml. Strassburg 1894. pag. 179—181. Diskuss. Goeppert, Nussbaum, Rüdinger pag. 181—182.

1895. Derselbe, Über den Verlauf und die Endigung peripherer Nerven. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 9. Versamml. Basel 1895. pag. 26–30.

1896. Derselbe, Über Muskelentwickelung. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 10. Versamml. Berlin 1896. pag. 64—67. Diskuss. Klaatsch, Eisler pag. 67.

1896. Derselbe, Nerv und Muskel. I. Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. 47. pag. 416—446. 1 Taf. — 1898 II. Mitteilung. Ibid. Bd. 52. pag. 367—501. 5 Taf.

1897. von Bardeleben, Karl und Frohse, Über die Innervierung von Muskeln, insbesondere an den menschlichen Gliedmassen. Verhandl. der anat. Gesellsch. 11. Versamml. Gent 1897. pag. 38—41. Diskuss. Schwalbe, v. Koelliker, v. Bardeleben, Waldeyer pag. 42–43.

1897. Fürbringer, Max, Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. 7 Taf. u. 1 Fig. im Text. Festschr. f. C. Gegenbaur. Bd. 3. pag. 351—788. — Hier: Kap. „Nerv und Muskel". pag. 730 bis 744.

1898. Frohse, Fritz, Über die Verzweigung der Nerven zu und in den menschlichen Muskeln. Anat. Anz. Bd. 14. Nr. 13. pag. 321—343. 10 Abbildungen.

1898. Braus, Hermann, Über die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern. Ein Beitrag zur Gliedmassenfrage. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 31. N. F. 24. pag. 239—468. 9 Taf.

1898. Derselbe, Über die Extremitäten der Selachier. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 12. Versamml. Kiel 1898. pag. 166—179. 6 Abbild. Diskuss. Rabl, Braus pag. 179 bis 180.

Die grossen Fragen der vergleichenden Morphologie, die Homologie der Muskeln, die Entstehung (Abstammung), Homologie und Wanderung

der Extremitäten können nicht endgültig gelöst werden ohne vorhergehende Entscheidung der Fragen von den phylogenetischen, onto- und histogenetischen wie rein anatomischen und histologischen Beziehungen zwischen Muskel und Nerv oder besser: Nerv und Muskel, sowie zwischen Muskel und Skelett.

Nur wenn wir ein gesichertes Wissen besitzen über die Existenz primärer Beziehungen zwischen Nerv und Muskel, und darüber, ob ein solches primäres gegenseitiges Verhalten zeitlebens erhalten oder doch erkennbar bleibt, können und dürfen wir der Lösung der weiteren Fragen von der Abstammung und Bedeutung einzelner Skeletteile, also z. B. des Extremitäten-Skeletts und seiner Teile näher treten. Es erhebt sich dann die neue Frage: sind wir und inwieweit sind wir berechtigt, aus der auf Grund der Innervierung erschlossenen Homologie von Muskeln und Muskelgruppen auf die Homologie derjenigen Skelett-Elemente zu schliessen, welche diesen Muskeln zum Ursprung und Ansatz dienen, — und wenn nicht, woran sollen wir uns hier halten, wenn uns die Muskeln und mit diesen die Nerven im Stiche lassen?

Die Beziehungen zwischen Nerv und Muskel sind in den letzten Jahren von verschiedenen Standpunkten aus erneuter Untersuchung unterzogen worden. Sehen wir hier ab von den rein histologischen Forschungen über die feinere Struktur der motorischen und sensiblen Nervenendigungen im Muskel, so sind Untersuchungen angestellt worden vom entwickelungsgeschichtlichen (ontogenetischen, embryologischen, vergleichend-embryologischen), vom vergleichend-anatomischen (phylogenetischen) und vom rein deskriptiv-anatomischen Standpunkte aus.

Nussbaum (94) ging von dem bei verschiedenen Muskeln verschiedenen extra- und intramuskulären Verlauf der Nerven und der Konstanz der Nerveneintrittsstellen (Schwalbe) aus. Er erklärt längeren extramuskulären Verlauf von Nerven aus Wanderungen, Verschiebungen der Muskeln, wie des Zwerchfells, von Extremitätenmuskeln, z. B. bei Versetzung des Muskelbauches des Palmaris longus nach der Hand zu, — bei den schrägen Augenmuskel niederer Wirbeltiere.

Dagegen erschliesst Nussbaum die Art des Muskelwachstums aus der intramuskulären Nervenstrecke. Beim Latissimus dorsi des Frosches tritt der Nerv nahe der Scapula ein; der Muskel selbst zieht gegen den Rücken hin und sein Nerv verbreitet sich in ihm nach dieser Richtung, also von der Schulter fort. Der „Sternocleidomastoideus“ desselben Tieres erhält in der Nähe des Kopfes seinen Nerv, dessen intramuskuläre Verzweigung gegen die Schulter zu verläuft. Am Oberschenkel des Frosches werden die Adduktoren hoch, nahe dem Hüftgelenk — der Sartorius tief,

nahe dem Kniegelenk innerviert; die Adduktoren wachsen von oben nach unten, der Sartorius von unten nach oben hin. So ergeben sich zwei wichtige Gesetze:

1. „Die Muskeln verbinden erst sekundär die Ursprung und Ansatz genannten Punkte oder Flächen."

2. „Das Wachstum geschieht in der Richtung der intramuskulären Nervenverzweigung."

Weitere Beispiele oder Beweise findet Nussbaum in dem Verhalten der Augenmuskeln bei Vögeln und Säugetieren.

1895 giebt Nussbaum weitere Beispiele für diese eben formulierten Gesetze: Der Jliocoggygeus des Frosches wächst in der Richtung vom Kopf zum After, der Glutaeus vom Oberschenkel gegen das Becken hin. Bei beiden Muskeln liegt die „Nerveneintrittsstelle" da, von wo das Wachstum beginnt. Er wiederholt: „Ursprung" und „Ansatz" verdienen diese Namen — ontogenetisch — nicht! Die Muskeln erreichen eben erst sekundär diese so genannten Stellen.

Hier liegt der Schlüssel für eine grosse Reihe von vergleichend-anatomischen Thatsachen und für abnorme Lagerungen von Muskeln bei verschiedenen Individuen derselben Species.

Im Anschlusse an Mays[1]) behandelte Nussbaum Haut und Muskeln mit stark verdünnter Essigsäure und 0,1 Überosmiumsäure. Es giebt zweierlei Plexus: der erste liegt am Austritt der Nerven aus dem Wirbelkanal — der zweite entweder an der Eintrittsstelle der Nerven in den Muskel — oder im Muskel selbst. Erstere Form zeigt der Gracilis des Frosches (Kühne und Mays); Nussbaum bestätigt die Gabelung der Nerven in zwei Äste, sodass jede Portion des Muskels je einen Ast von beiden Hauptästen erhält. Die andere Form zeigt der Adduktor magnus des Frosches: die Teilung der Achsencylinder findet erst später, innerhalb des Muskels, statt.

Die Nervenverzweigung im Gracilis (des Frosches) und der Bau seiner Fasern ist auch nach anderer Richtung hin lehrreich, da sie zeigt, dass eine Inscriptio tendinea nicht unbedingt für die Ableitung eines Muskels aus mehreren Metameren spricht. Andererseits wird die Metamerie bei unzweifelhaft metameren Muskeln, wie dem Rectus abdominis durch die Plexusbildung der zu den einzelnen Abschnitten tretenden Nerven verwischt. (Auch in der Haut finden wir Versorgung von mehreren Nerven, — sogar über die Mittellinie hinaus.)

---

1) K. Mays histo-physiologische Untersuchungen über die Verbreitung der Nerven in den Muskeln. Zeitschr. f. Biologie. Bd. 20. pag. 449—530. 5 Taf. und 13 Abbild i. T. 1884.

In der dritten kleineren Mitteilung weist Nussbaum (96a) auf die Verschiedenheiten in dem Verhalten der Muskeln von ganz nahe verwandten, früher ja nur als Varietäten unterschiedenen Species (Land- und Wasserfrosch) hin, er vergleicht dann weiter Bufo und Urodelen und kommt zu dem Ergebnis, dass eine fortlaufende Reihenbildung für fertige, erwachsene Formen nicht möglich sei — und dass die Ausfüllung von Lücken — und die Ermöglichung von anscheinend bei fertigen Formen unmöglichen Umwandlungen und Übergängen nur durch die Ontogenie denkbar sei. Diese trete dort ein, wo die vergleichende Anatomie, die Paläontologie im Stiche lasse. Gegen diese Auffassung hat damals sofort Klaatsch (Diskussion zu 96a) Einspruch erhoben. Er erklärt es für unzulässig, den embryologischen Veränderungen aktive Bedeutung zuzuschreiben, da sie selbst erst durch die Veränderungen der Muskulatur beim erwachsenen Tiere beherrscht würden. Die Ontogenie könne nicht das Fehlen von Zwischenformen ersetzen. Die unbeschränkte einstmalige Existenz derselben müsse angenommen werden.

Als Hauptergebnis der oben kurz wiedergegebenen Mitteilungen Nussbaums konnte festgestellt werden, dass der Muskel von der Nerveneintrittsstelle aus wächst und dass die intramuskuläre Nervenverzweigung auch im fertigen Tiere über die Wachstumsrichtung genauen Aufschluss giebt, — ähnlich wie, nach den bekannten Untersuchungen Schwalbes in den 70er Jahren, Lage, Richtung und Verlauf der Ernährungskanäle des Knochens uns über den Beginn und weiteren Verlauf des Knochenwachstums unterrichten (Ref.). „Wenn nun auch," sagt Nussbaum in der Einleitung zu seiner ersten ausführlicheren Mitteilung (96b), „im Verhalten von Nerv und Muskel sich etwas gesetzmässiges kundgiebt, so fehlt vorderhand doch noch jede mechanische Erklärung dieses Gesetzes." Auch die eben erwähnte Abhandlung lässt das Warum? des Muskelwachstums und der Nervenverzweigung nicht erkennen. Die Untersuchung beschäftigt sich nicht mit der ersten Ableitung der Muskeln, sondern beginnt erst dann, wenn sich „an einen deutlich abgrenzbaren Komplex von Zellen ein Nerv heranbegiebt", und nun von dieser Stelle aus das Wachstum des Muskels beginnt. Auf die erste Anlage der Gliedmassenmuskeln geht Verfasser nicht ein. Er befasst sich mit der Portio abdominalis des M. pectoralis, mit dem M. cutaneus dorsi, den seitlichen Bauchmuskeln der Anuren und dem Zwerchfell der Krokodile.

Die intramuskuläre Verzweigung der Nerven (aus dem Plexus brachialis) für die Abdominalportion des Pectoralis zieht nach dem kaudalen Ende des Muskels hin. Bei Quappen von Rana esculenta und fusca ist um die Zeit, wo die Vordergliedmassen eben unter der Haut

deutlich sichtbar werden, die genannte Portion des Pectoralis, vom Schultergürtel ausgehend, in den Bereich der vierten Inscriptio tendinea des Rectus abdominis gelangt. Sind die Arme durch die Haut durchgebrochen, so geht die Portio abdominalis schon bis zur dritten, etwas später bei Larven, die ihren Schwanz noch besitzen, schon bis zur zweiten Zwischensehne des Rektus, d. h. also: das Muskelwachstum erfolgt in der Richtung der Nervenverzweigung. — Ähnlich beim Cutaneus dorsi. — Verwickelt liegen die Verhältnisse bei den in den letzten Jahren viel untersuchten Bauchfellmuskeln der Amphibien, für welche Nussbaums ontogenetische Untersuchungen vielfach die Differenzen zwischen den Angaben und Auffassungen so bewährter Forscher, wie Gaupp und Maurer, zu erklären imstande sein dürften.

Alle diese beim einzelnen erwachsenen Tiere wie bei einer Vergleichung nahe verwandter (Anuren oder Urodelen) und weiter abstehender Tiere (Anuren und Urodelen untereinander) fast unentwirrbar, widerspruchsvoll und mit der Phylogenese und den einfachsten Homologie-Begriffen unvereinbar erscheinenden Verhältnisse erklären sich aus der Art des Muskelwachstums von der Stelle des Nerveintritts aus, und den Wanderungen, welche Muskelanlagen und ganze Muskeln durchmachen, sowie durch das schnellere oder langsamere Wachstum der benachbarten Teile.

Nussbaum giebt nun an dieser Stelle eine ausführlichere Darstellung seines Standpunktes in der oben bereits kurz berührten Frage von der Unterbrechung der Reihenbildung bei fertigen Tierformen (Phylogenese) und der Ausfüllung von Lücken in den Reihen durch die Ontogenese. Bei der prinzipiellen Bedeutung dieser Auffassung, welche wohl noch Anlass zu weiteren Diskussionen (vergl. oben Klaatsch) werden dürfte, soll sie hier — obwohl sie mit den Beziehungen zwischen Muskel und Nerv direkt nichts zu thun zu haben scheint — doch in extenso wiedergegeben werden. — Im Anschlusse an die Wanderungen von Muskelanlagen und ganzen Muskeln, — an das dorsal- wie ventralwärts gerichtete Wachstum der Bauchmuskeln bei Amphibien, — das einen Rückschluss von der definitiven Lagerung der Teile auf den ursprünglichen Zustand zu machen verbiete — lässt sich Nussbaum folgendermassen vernehmen:

Ein Gesichtspunkt, der der Förderung unseres Verständnisses embryologischer Vorgänge wesentlich geschadet hat, ist der unentwegte Glaube an die stete Wiederholung der definitiven Formen eines älteren oder tiefer im System stehenden Tieres bei höher stehenden Verwandten: die Weiter-

oder Rückbildung fertiger Gestaltungen[1]). Aber sowohl embryonale Zellen wie embryonale Gewebe erleiden Variationen, die in ihrem Endresultat an fertigen Formen Kontinuität der Reihen nicht erkennen lassen. Daher wird die Paläontologie an ihrem Material kein übersichtliches Bild der Entwickelung geben können. Die Zwischenformen sind verloren gegangen, weil beim Übergang von einer fertigen Form in eine andere die Veränderung im Embryo der neuen Form aufgetreten war. Daher wird neben den cänogenetischen Befunden, die für die embryonale Periode ohne jede Vorstufe und Bedeutung in fertigen Tieren neue fortbildungsfähige Zustände ergeben, auch noch solche Variationen im Embryo von den palingenetischen Vorgängen abzweigen müssen, die für das zugehörige fertige Tier neue, in den Ahnen nicht vorgebildete und nicht vererbte Organisationen einleiten. Selbstverständlich werden diese cänogenetisch aufgetretenen Abänderungen für die Nachkommen durch Vererbung solange wieder zu palingenetischen werden, als sie dem Gesetze des „survival of the fittest", den inneren und äusseren Bedingungen entsprechen. Die scheinbaren Sprünge, wie wir sie bei dem Übergang von einer Klasse zur anderen, von einer Ordnung zur anderen finden, sind umso grösser, wenn die neu auftretende Variation an embryonalen Zellen und nicht an embryonalen Geweben vor sich ging, wie Verfasser dies demnächst bei der Schilderung der Entwickelung der Extremitätenmuskulatur darthun will. Aber auch die Variationen an fertigen Geweben seien im Embryo schon so gross, dass eine kontinuierliche Weiterbildung aus einer fertigen Form in eine neue unverständlich bleiben müsste, wenn wir nicht die Entwickelungsgeschichte in die Untersuchung und Betrachtung mit einbeziehen könnten.

Als Beweise oder „Beispiele" für das oben entwickelte giebt Verfasser folgende an:

1. Der Hauptteil des Obliquus abdominis internus der Urodelen liegt ganz nach innen von der Wirbelsäule, der betreffende Muskel der Anuren liegt nach aussen und dazwischen giebt es keinen Übergang.

2. Bei Rana deckt der Obliquus abdom. externus den Latissimus dorsi zum Teil; bei Bombinator liegt der Latissimus auf dem Obliquus externus. Auch hier sei kein Übergang von einer fertigen Form zur anderen möglich oder denkbar.

3. Der anale Teil der Obliquus abdom internus liegt bei Rana ventral vom Rectus femoris und Glutaeus, bei Bombinator dorsal zu diesen Muskeln. Verfasser vermisst auch hier einen Übergang beim erwachsenen Tier.

[1]) Vgl. Gegenbaur, Caenogenese. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 2. Versammlung. Würzburg 1888 Anat. Anz. Jahrg. 3.



Vielleicht könnte man die Sache verständlicher (im Original steht — wohl irrtümlich? — „verständiger") finden, wenn man die Variationen jedesmal in der Richtung des geringsten Widerstandes erfolgt dächte. (Vgl. His sen. Referent.)

In der zweiten grösseren Mitteilung (1898), welche sich auf die Oberschenkelmuskeln einiger Anuren bezieht, kommt Nussbaum nochmals auf die Bedeutung der extra- und intramuskulären Nervenstrecke zu sprechen, jene für die Wanderung, diese für das Wachstum der Muskeln, beide für die vergleichende Anatomie und ontogenetische Entwickelung von höchster Wichtigkeit. Aber die extramuskuläre Nervenstrecke lässt nicht in allen Fällen den Weg erkennen, welchen ein Muskel vom Ort seines ersten Auftretens an gemacht hat, während die intramuskuläre Strecke der Nerven und ihre Verzweigung Aufschluss darüber geben, wie der Muskel von der Stelle an, wo der Nerv sich mit ihm vereinigte, zu seiner definitiven Form ausgewachsen ist. Aus dieser wörtlich wiedergegebenen Stelle geht hervor, dass Nussbaum eine sekundäre „Vereinigung" von Nerv und Muskel annimmt, im Gegensatze zu Hensen, Fürbringer u. a. (s. u.).

Aus der Länge der extramuskulären Strecke des Nerv. phrenicus der Säugetiere ergiebt sich, dass das Zwerchfell in die Rumpfhöhle eingewandert ist, aus dem intramuskulären Verlauf der Nerven, dass das Wachstum des Muskels von der Nerveneintrittsstelle gegen die Rippen und kaudalwärts gegen die Wirbelsäule sich gewandt habe. Die extramuskuläre Strecke behält innerhalb einer Tiergruppe mit grosser Zähigkeit ihre Gestalt bei, — der Ort des Nerveneintrittes in die Muskeln bleibt bis zu einem gewissen Grade konstant, während die intramuskuläre Strecke von Species zu Species variiert. Beweise hierfür liefern die verschieden langen Muskeln am Oberschenkel der Batrachier. Hier tritt der Nerv in den Sartorius immer distal, in den Adductor longus immer proximal ein. Verlängert sich der Sartorius proximalwärts, so wird natürlich die proximale intramuskuläre Nervenstrecke länger; wächst der Adductor longus weiter gegen das Knie hin, so verlängert sich die intramuskuläre Nervenstrecke distalwärts, während der Ort des Nerveneintritts, also die Länge der extramuskulären Nervenstrecke unverändert bleibt.

Die Nerveneintrittsstellen der Muskeln bleiben also — ohne Rücksicht auf die Form des Muskels (vgl. Bardeleben und Frohse) — lange Zeit (phylogenetisch) konstant, bis schliesslich auch sie durch völlige Umlagerung des Nerven- und Muskelsystems beim Übergang von einer Tierklasse zur anderen die lang vererbte Lage („gelegentlich" schiebt Nussbaum hier ein) aufgeben.

Die Ergebnisse, zu welchen K. v. Bardeleben und F. Frohse (1897, 1898) durch Untersuchungen an menschlichen Muskeln, hauptsächlich solcher der Gliedmassen kamen, sind kurz folgende. Die „Nerveneintrittsstelle" und die Verästelung entspricht der Form des Muskels nicht allgemein. Es giebt eine grössere Menge von Muskelformen, als Schwalbe (1879) angegeben hatte — aber auch abgesehen davon variiert die Art und Weise der Innervierung sehr. — Die Nerven teilen sich jedesmal in zwei Nerven oder „Äste" (dichotomisch) — oder, mit anderen Worten, ein „Stamm" giebt jedesmal nur einen „Ast" ab. Also ein Verhalten wie bei den Arterien. — Jeder Muskelnerv giebt — meist vor dem Herantreten an den Muskel, — oder während des Verlaufs an demselben, — selten am distalen Ende des Muskels einen oder mehrere Gefässnerven (R. vasomotorius) ab, der natürlich sympathischer Natur ist. Der Eintritt des Muskelnerven in den Muskel erfolgt entweder zusammen mit den Gefässen (unter Bildung eines „Hilus") — oder getrennt von diesen. Sobald der Nerv an den Muskel tritt, giebt es mindestens einen rückläufigen Ast (R. recurrens) zum proximalen Teile des Muskels ab. — Die „Eintrittsstelle" — richtiger, da solche fast immer in der Mehrzahl vorhanden sind — die Eintrittsstellen liegen:

A. In Bezug auf die Fläche (Tiefe) des Muskels:
  a) an der tiefen, nach der Achse des Gliedes oder dem Innern des Rumpfes (Stammes) zugekehrten Fläche „Facies profunda";
  b) am Rande, „marginal";
  c) an der der Haut zugekehrten Oberfläche, „Facies superficialis".

B. In Bezug auf die Länge des Muskels:
  a) ganz nahe dem proximalen Ende, selten (z. B. M. Semitendinosus);
  b) an der Grenze des oberen und mittleren Drittels des Muskels;
  c) in der Mitte oder im geometrischen Mittelpunkte (Schwalbe): selten;
  — aber niemals ganz distal!

Verfasser legten sich ferner die Frage vor: Was ist eine „Nerven-Eintrittsstelle"? Ist es die Grenze zwischen dem extramuskulären und intramuskulären Verlauf des Nerven, d. h. die Stelle, wo ein Nerv oder Nervenast in dem nicht mit Pincette, Messern, macerierenden Flüssigkeiten behandelten Muskel zu verschwinden scheint? Diese Frage ist zu verneinen. Statt dessen soll als „Eintrittsstelle" bis auf weiteres die letzte makroskopisch sichtbare Endigung eines Nervenzweigleins von etwa 0,03 mm Dicke an Muskelbündelchen von ca. 1 mm Stärke bezeichnet werden. — Für alle solche feineren Muskelbündel, welche sehr erheblich schwächer

und zahlreicher sind, als Schwalbes „primitive Muskeln" (von 2—3 oder 2—4 cm Breite), sind besondere Nerveintrittsstellen nachweisbar.

Die Art der Verästelung der Nerven am und im Muskel ist eine ganz andere, als man bisher, abgesehen von Mays (Frosch, Natter, Kaninchen, Katze), angenommen hat. Schon die Zahl der sogenannten „extramuskulären" Äste (im bisherigen Sinne) ist eine sehr erhebliche und dementsprechend die Zahl der „Nerveintrittsstellen". Die Verästelung der Nerven erfolgt:

a) in vorwiegend absteigende, distalwärts verlaufende Äste;

b) in lange absteigende, kurze aufsteigende, proximalwärts verlaufende (rückläufige) Äste;

c) in ziemlich gleich lange auf- und absteigende Äste;

d) in Form eines „Fächers", d. h. die Strahlen des Fächers gehen, da die Nerven stets nur in zwei Äste zerfallen (s. oben), niemals von einem Punkte, sondern immer von aufeinander folgenden, wenn auch oft sehr nahe gelegenen Stellen ab;

e) in Form eines „Kegelmantels", mit demselben Vorbehalt wie beim Fächer;

f) in Gestalt von „Endbäumchen".

Von einem Stamm gehen Äste entweder nur nach einer Seite oder nach zwei Seiten hin ab, so z. B. zum Psoas major einseitig, nur medialwärts — zum Iliacus nur lateralwärts —, zum Deltoides zweiseitig.

Im weiteren Verlaufe der Nerven finden sich extra- nur intramuskuläre Schlingen (Ansae), extra- und intramuskuläre Anastomosen, sowie Mischformen zwischen diesen beiden, ferner, wie beim Frosch u. a., intramuskuläre Plexus. Solche Anastomosen und Plexus wurden in allen darauf untersuchten grösseren und bei vielen kleineren Muskeln gefunden: Pectoralis major, Deltoides, Biceps brachii, Brachialis internus, Brachioradialis, Vorderarmmuskeln, Adduktoren des Oberschenkels, inkl. Gracilis, Sartorius etc., ferner in allen Augenmuskeln.

Bei dieser Gelegenheit wurde auch vielfach Doppel-Innervierung von Muskeln — von zwei Stämmen aus — festgestellt. Einige von diesen Fällen waren bisher bezweifelt worden, oder nur als „Varietät" bekannt. Beim Deltoides ist es bisher nicht gelungen, Doppel-Innervierung (Nn. axillaris und thoracicus ant.) zu finden, — dagegen bei folgenden Muskeln: Brachialis internus (Nn. musculo-cutaneus und radialis), Flexor dig. sublimis — nicht konstant —, Flexor dig. profundus (bekannt), ferner Lumbricalis III und Adductor pollicis vom Medianus und Ulnaris, — Pectineus, konstant N. femoralis, variabel (?) N. obturatorius, Adduct. magnus N. obtu-

ratorius, N. ischiadicus (wurde immer noch angezweifelt), Flexor digit. pedis brevis, Lumbricalis III pedis, Adductor hallucis von beiden Ästen des Plantaris.

In seiner Monographie über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen widmet Max Fürbringer (1897) unserer Frage ein besonderes Kapitel, in welchem der auf diesem Gebiete weitaus erfahrenste Forscher seine Auffassung von der Zusammengehörigkeit von Nerv und Muskel von neuem ausführlich darlegt. Fürbringer hat bekanntlich schon seit 1873 Untersuchungen über die Morphologie des Muskel- und Nervensystems angestellt und zwar stets auf Grundlage der Auffassung von der ursprünglichen und unveränderlichen Zusammengehörigkeit von motorischer Nervenfaser und Muskelfaser. Er hatte zuletzt 1887 — in seiner grossen Monographie über die Morphologie und Systematik der Vögel — auf Grund seiner eigenen Forschungen und unter kritischer Abwägung der bisher über das Verhältnis von Nerv und Muskel aufgestellten Theorien, sich dahin geäussert, dass eine endgültige Entscheidung auf Grund des bisherigen Materials noch nicht gegeben werden könne, dass die Schwierigkeiten der Frage mit der wirklichen Vertiefung in sie nur wachsen, dass man aber wohl imstande sei, die geringeren oder grösseren relativen Wahrscheinlichkeiten einigermassen zu bestimmen. Auf Grund dieser Wahrscheinlichkeiten kam Fürbringer zu dem Ergebnis, dass die Annahme einer ganz bestimmten und in gewissem Sinne unabänderlichen Verknüpfung von Nerv und Muskelfaser noch nicht widerlegt sei, ja dass sie sogar über die relativ günstigsten Argumente verfügen. Nach wie vor erblickte Fürbringer in der Innervation der Muskeln das „gewichtigste und unentbehrlichste Mittel zur Bestimmung der Muskelhomologien".

In der neuerdings (1897) erschienenen Abhandlung unterzieht Verfasser alle in den letzten 10 Jahren erschienenen Untersuchungen auf diesem Gebiete einer kritischen Prüfung, so die Arbeiten von Golgi, His sen. und jun., v. Kupffer, Ramón y Cajal, v. Koelliker, v. Lenhossék, Biedermann, Van Gehuchten, Retzius — Lawdowski, Mitrophanow, Trinchese, Mays, v. Thanhoffer, Weiss und Dutil — und präzisiert seine eigene Anschauung auf Grund der Litteratur und seiner morphologischen Forschungen folgendermassen.

Fürbinger vermag jetzt ebensowenig wie früher bei dem Zusammenwirken von Nerv und Muskel zu irgend einer Zeit eine Actio in distans anzunehmen, mindestens die direkte Nachbarschaft, die Berührung der Zellen und ihrer Derivate ist für ihn Erfordernis. In ihr erblickt Verfasser das morphologische Substrat ihrer physiologischen Zusammengehörigkeit. Ob hierbei die motorische Nervenfaser aus einem

infolge der Muskelwanderung und Muskelvermehrung ausgezogenen und verästelten Fortsatz der Nervenzelle sich bildet oder ob sie aus einer Kette direkt aneinander gereihter Zellen durch Verschmelzung derselben hervorgehe, lässt Verfasser einstweilen dahingestellt. Aus theoretischen und vergleichend-anatomischen Gründen — denen Fürbringer keinen absoluten ausschlaggebenden Wert beimisst — giebt er der ersteren Annahme den Vorzug.

Ob die Verbindung zwischen motorischer Nervenfaser und Muskelfaser, überhaupt zwischen den verschiedenen nervösen Elementarteilen durch blossen Kontakt (contiguitas) oder durch wirklichen Konnex (continuitas) geschieht, ist bekanntlich seit einigen Jahren mehr denn je Streitfrage, — Fürbringer entscheidet sich für die Kontinuität auf Grund von Golgis hoher Autorität. Physikalisch und physiologisch ist ja Contiguitas genügend. Aber gegen diese spreche Golgis Einwurf (1893) betreffs der feinen, wahrscheinlich durch Neurokeratin gebildeten Bekleidung der Nervenzellen und Nervenfasern: „Das Vorhandensein jener Bekleidung, welche, wenn sie wirklich aus Neurokeratin besteht, eine isolierende Wirkung ausüben müsste, bildet für mich“ — so äussert sich Golgi — „ein anderes, sehr bedeutendes Hindernis gegen die Annahme der angeblichen Nervenströme durch Kontiguität.“ Fürbringer sieht nicht ein, warum gerade die Natur von den beiden Möglichkeiten: Kontakt oder Konnex, diejenige ausgewählt haben sollte, welche einen grösseren Materialverbrauch und eine geringere physiologische Leistungsfähigkeit in sich vereint.

Aber es gebe noch andere Gründe, z. B. die Analogie der bei anderen Geweben, z. B. Epithel und Knorpel, vorhandenen Zellenverbände, — und die Frage liege nahe, ob nicht überhaupt alle Zellen, zwischen welchen physiologischer Konnex (nutritorischer, regulatorischer oder anderer Art) besteht, auch morphologisch in entsprechender Weise verbunden sind. Es sei unwahrscheinlich, dass gerade beim Nerven- und Muskelsystem, dessen einzelne Elemente in ihrem Zusammenwirken mehr als bei jedem anderen Organsystem aufeinander angewiesen seien, diese Verbände fehlten.

Aus den angeführten Gründen ist Fürbringer — ohne sich gegen die Annahme eines blossen Kontaktes absolut ablehnend zu verhalten, sehr geneigt, der Hypothese von dem Verbande der Nerven- und Muskelfaser per continuitatem den Vorzug zu geben, — und zwar fasst Fürbringer mit Hensen diesen Verband als einen primordialen, mit den Anfängen der Eifurchung präformierten, später nur weiter differenzierten Zusammenhang auf. Damit sei auch, fügt Verf. hinzu, die Einheit in den Entwickelungsvorgängen gewahrt, während die Annahme einer vor-

ausgehenden totalen Trennung der Teilprodukte der Eizelle und einer nachfolgenden partiellen Verbindung derselben eine „schwerverständliche Diskontinuität" in diese Entwickelungsbahnen bringen würde. Dass eine Persistenz primordialer Zellzusammenhänge bei so vielen Zellen und Zellgenerationen ein „Netz von unbegreiflicher Komplikation" — und damit ein Hindernis für jeden weiteren Entwickelungsvorgang ergeben würde, hält Fürbringer für eine übertriebene Vorstellung.

Ganz auf dem Standpunkte von Fürbringer steht auch H. Braus (1898) in seiner umfassenden Arbeit über die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoërn, ohne indes an dieser Stelle näher auf unsere Frage einzugehen.

Die „Extremitätenfrage" soll in einem späteren Artikel ausführlich besprochen werden.

III.

Verdauungs-Apparat.

Von

Albert Oppel, München.

Mundhöhle mit Zunge — Speicheldrüsen — Schlund — Magen — Darm — Brunnersche Drüsen — Bauchspeicheldrüse — Leber.

Litteratur[1]).

Adami (98), The great omentum. The Philadelphia med. Journal. 26. Febr. 1898.

Anthony, R. (98), Notes sur les organes viscéraux d'un jeune orang-outang femelle. 3 Fig. Rev. mens. de l'École d'Anthropol. Année 8. pag. 255—258. 1898.

Barclay, Smith E. (98), A case of idiopathic dilatation of the sigmoid colon and rectum accompanied by a diaphragmatic hernia of the stomach. 2 Fig. Journ. Anat. and Physiol. London. Vol. 32. N. S. Vol. 12. P. 2. pag. 341. 1898.

Barpi, Ugo (99), Della distribuzione dell' elemento muscolare e propriamente della „muscularis mucosae" nello stomaco dei bovini. Estratto dal Moderno Zooiatro. 1899. 15. Seit.

Beck, A. (98), Zur Innervation der Speicheldrüsen. Centralbl. f. Physiol. Bd. 12. Nr. 2. pag. 34—37. 1898.

Bensley, R. R. (98), The Structure of the Mammalian Gastric Glands. 1 Taf. Quart. Journ. of micr. Sc. N. S. Nr. 163. Vol. 41. P. 3. pag. 361--390. 1898.

Bethge, Emil (98), Das Blutgefässsystem von Salamandra maculata, Triton taeniatus und Spelerpes fuscus; mit Betrachtungen über den Ort der Atmung beim lungenlosen Spelerpes fuscus. 2 Taf. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63. H. 4. pag. 680—707. 1898. (Referat siehe bei Atmungsapparat.)

Bettmann, Henry, Wald (98), The shape of the stomach. 15 Fig. The Americ. Journ. of the med. Sc. Philadelphia. Vol. 115. Nr. 6. pag. 698—708. 1898.

Biedermann, W. (98), Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Die Verdauung der Larve von Tenebrio molitor. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 72. pag. 105 bis 162 mit 2 Taf. 1898.

---

1) Nach dem 20. Juni 1899 eingegangene Arbeiten konnten in meinem diesjährigen Bericht nicht mehr berücksichtigt werden.

Biedermann, W. und Moritz, P. (99), Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. III. Über die Funktion der sogen. „Leber“ der Mollusken. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 75. pag. 1—86. 1899.

Birmingham, A. (98a), A study of the arrangement of the muscular fibres at the upper end of the oesophagus. 5 Fig. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 33. N. S. Vol. 13. P. 1. October. pag. 10—21. 1898.

Derselbe (98b), A study of the arrangement of the muscular fibres at the upper end of the oesophagus. 5 Fig. (1 Taf.) Transact. of the R. Acad. of Ireland. Vol. 16. pag. 422 bis 431. 1898.

Derselbe (98c), The arrangement of the muscular fibres of the stomach. 3 Fig. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 33. N. S. Vol. 13. P. 1. October. pag. 22—30. 1898.

Derselbe (98d), The arrangement of the muscular fibres of the stomach. 3 Fig. (1 Taf.) Transact. of the Acad. of Med. of Ireland. Vol. 16. pag. 432—440. 1898.

Bisogni, Carlo (94), Nota preliminare sulla esistenza e struttura d' una nuova glandula nell' astuccio linguale della Vipera Redii. 1 tav. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 11. pag. 123—126. 1894.

Derselbe (96), Persistenza d' una nuova glandula nel genere Vipera. Riv. ital. d. sc. natur. Siena, Anno 16. Nr. 3. pag. 33—35. 1896.

Derselbe (97), Persistenza di una nuova glandula nel genere Vipera. Anat. Anz. Bd. 13. pag. 490 494. 3 Fig. 1897.

Böhm, A. A. und v Davidoff, M. (98), Lehrbuch der Histologie des Menschen, einschliesslich der mikroskopischen Technik. 2. Aufl. 251 Abb. XIV. 411 pag. Wiesbaden 1898.

Browicz, T. (98a), Über Krystallisationsphänomene in der Leberzelle. Anz. Akad. Wiss. Krakau 1898. April. pag. 162—166.

Derselbe (98b), Über intravaskuläre Zellen in den Blutkapillaren der Leberacini. Anz. Akad. Wiss. Krakau. 1898. April. pag. 198—200.

Derselbe (98c), Das mikroskopische Bild der Leberzelle nach intravenöser Hämoglobininjektion. Anz. Akad. Wiss. Krakau. Nr. 9. 1898. pag. 357—361.

Brown, Alex (98), Do Salmon feed in fresh Water? The Question as viewed from the Histological Characters of the Gut. Zool. Anz. Bd. 21. Nr. 568. pag. 514—515. Nr. 569. S. 517—523. 1898.

Brühl, L. J. (98). Beiträge zu der Lehre von den Becherzellen. 1. Historisch-kritische Darstellung der bisherigen Befunde aus der Zeit von 1837—1867. Inaug.-Diss. Berlin 1898. 70 pag.

Burghart (97), Ein Fall von Situs viscerum transversus, klinisch diagnostiziert und durch Skiagramm erwiesen. 1 Abb. Deutsch. med. Wochensch. Jahrg. 23. 1897. Nr. 38. pag. 606.

Burne, R. H. (99), Specimens of the Bile duct of the common Otter (Lutra vulgaris). 1 Fig. Journ. of Anat. and Physiol. London. Vol. 33. N. S. Vol. 13. Part. 3. April. Proc. of the Anat. Soc. of Great Britain. pag. XX—XXI. 1899.

Busch, Karl H. (98), Beitrag zur Kenntnis der Gaumenbildung bei den Reptilien. 7 Taf. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontogenie. Bd. 11. H. 4. pag. 441—500. 1898.

Castellant, J. (98), Topographie des glandes de Brunner. Leur structure. — Mécanisme de leur sécrétion. 5 Fig. Bibliogr. anat. T. 6. Fasc. 4. pag. 226—236. 1898.

Cattaneo, G. (98), Ancora sullo stomaco dei delfini. 1 Tav. Atti della Soc. Lig. di Sc. natur. e geogr. Vol. 9. 15 pag. 1898.

Charpy, A. (98), De la capacité du caecum. Bibliogr. Anat. T. 6. pag. 143—150. 1898.

Claypole, Edith J. (99), The comparative Histology of the digestive Tract. Trans. Amer. microscop. Soc. Vol. 19. pag. 83—92. 1 P. 1899.

Cohan, Emile (98), Recherches sur la situation du côlon transverse. Thèse de Paris 1898. 50 pag. 5 Taf.

Cohn, Th. (97), Über epitheliale Schlussleisten an embryonalen und ausgebildeten Geweben. Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. 31. Bd. Nr. 4. Mit 1 Taf. 30 pag. Würzburg 1897.

Connstein, W. (99), Zur Lehre von der Fettresorption. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. pag. 30—32. Jahrg. 1899.

Dastre, A. et Floresco, N. (98a), Pigments hépatiques chez les Vertébrés. C. R. Acad. Sc. Par. T. 126. Nr. 17. pag. 1221. 1898.

Dieselben (98b), Pigments du foie en général Arch. Physiol. Paris. Sér. 5. T. 10. 1. Pigments hépatiques chez les Vertébrés. pag. 209—224. 2. Pigments hépatiques chez les invertébrés. pag. 289—303. 1898.

Dexter, Franklin (99), Über die Morphologie des Verdauungssystems der Katze. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Jahrg. 1899. 3. u. 4. H. pag. 159—192 mit 23 Abb. 1899. (Auch ins englische übertragen: Boston 1899.)

Dogiel, A. S. (99), Über den Bau der Ganglien in den Geflechten des Darmes und der Gallenblase des Menschen und der Säugetiere. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Jahrg. 1899. pag. 130—158 mit Taf. V—IX.

Ellenberger (98), Über die Schlundrinne der Wiederkäuer und ein Modell der Wiederkäuermägen. 3 Fig. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. Bd. 24. H. 5. pag. 390—396. 1898.

Ellenberger und Baum (99), Über die auf die Absonderung der Galle und die Thätigkeit der Leber einwirkenden Arzneimittel. Arch. f. wiss. und prakt. Tierheilk. Bd. 25. H. 1 u. 2. 1899.

Falcone (98), Contribution à l'histogénèse et à la structure des glandes salivaires. Monitore zool. ital. Anno IX. pag. 11—27. 1898. 1 pl. (Berücks. nach dem Ref. in Arch. ital. de biol. T. 30. pag. 304. 1898.)

Flemming, W. (98a), Über Cuticularsäume und ihren Bau und die physiologischen Hypothesen über Fettresorption im Darm. Münch. med. Wochenschr. Nr. 48. 1898.

Derselbe (98b), Morphologie der Zelle. Ergebn. d. Anat. u. Entw. 7. Bd. 1897. pag. 403 bis 485. Wiesbaden 1898.

Fuchs-Wolfring, Sophie (98), Über den feineren Bau der Drüsen des Kehlkopfes und der Luftröhre. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52. pag. 735—761 mit 1 Taf. 1898.

Garnier, Charles (97a), Sur l'apparence de ponts intercellulaires produite entre les fibres musculaires lisses par la présence d'un réseau conjonctif. Journ. de l'anatomie et de la physiol. Année 33. pag. 405—420. Taf. XI. 1897.

Derselbe (97b), Les filaments basaux des cellules glandulaires. Note préliminaire. Bibliogr. anat. T. V. p. 278—289 mit 13 Fig. 1897.

Gemmill, James F. (98), The Pseudobranch and Intestinal Canal of Teleosteans. Report 68. Meet. of the British Assoc. f. the Advanc. of Sc. Bristol. 1898. pag. 558—559.

Gossmann, H. (98), Die organischen Bestandteile der Bauchspeicheldrüse (Pankreas) und der Niere. Inaug.-Diss. 23 pag. 1898.

Gråberg, John (98), Beiträge zur Genese des Geschmacksorgans des Menschen. 2 Taf. und 4 Abb. im Text. Morph. Arb. 8. Bd. pag. 117—134. 1898.

Grothe, Karl (98), Ein Fall von Situs viscerum inversus totalis mit Atresie der Arteria pulmonalis. Inaug.-Diss. Kiel. 24 pag. 1898.

Gulland, G. Lovell (98a), The minute structure of the digestive tract of the salmon, and the changes which occur in it in fresh Water. Report of the Fishery board for Scotland to parliament on the life history of the Salmon. 10 pag. 6 Taf. 1898.

Derselbe (98b), The minute structure of the digestive tract of the salmon, and the changes which occur in it in fresh Water. 12 Fig. Anat. Anz. Bd. 14. N. 17/18. pag. 441. 1898.

Hardivillier, de (97), Sur l'existence d'un épithelium prismatique simple dans la partie supérieure de l'oesophage du foetus humain. Echo méd. du Nord. Lille 1897. 4 pag.

Hammar, J. Aug. (98), Zur Kenntnis der Leberentwickelung bei Amphioxus. 5 Fig. Anat. Anz. Bd. 14. Nr. 22/23. pag. 602—607. 1898.

Harman, N. Bishop (98), The duodenal-jejunal flexure: its variations and their significance. 2 Fig. Journ. Anat and Physiol. London. Vol. 32. N. S. Vol. 12. P. 4. pag. 665 bis 674. 1898.

Derselbe (99), A Liver showing curious hour-glass constriction of the left lobe. 2 Fig. Journ. of Anat. and Physiol. London. Vol. 33. N. S. 13. Part. 3. April. Proceed. of the Anat. Soc. of Great Britain. pag. XVII—XVIII. 1899.

Heidemann, M. (97), Situs transversus viscerum. Berlin. klin. Wochenschr. Jahrg. 34. 1897. Nr. 28. pag. 600—602.

Heidenhain, M. (99a), Über die Struktur der Darmepithelzellen. Sitzungsber. d. physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg. 9 pag. 1899.

Derselbe (99b), Über die Struktur der Darmepithelzellen. Mit 2 Taf. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54. H. 2. pag. 184—223. 1899.

Helly, Konrad Koloman (98), Beitrag zur Anatomie des Pankreas und seiner Ausführgänge. 2 Taf. u 4 Textfig. Arch. mikr. Anat. Bd. 52. H. 4. pag. 773—793. 1898.

Derselbe (99a), Der accessorische Ausführungsgang des Pankreas. (Verhandl. d. physiol. Klubs zu Wien.) Centralbl. f. Physiol. v. 4. Febr. 1899. H. 23.

Derselbe (99b), Histologie der Verdauungswege von Dasypus villosus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 65. 1 Taf. pag. 392—403. 1899.

Helmsmüller, Friedrich (98), Ein Fall von Achsendrehung des gesamten Dünndarms und aufsteigenden Dickdarmes. Inaug.-Diss. Kiel 1898. 14 pag.

Hendrickson, William (98a), A study of the musculature of the entire extra hepatic biliary system, including that of the duodenal portion of the common bile duct and of the sphincter. The Johns Hopkins Hospital. Bull. 32 pag. 32 Abb 1898.

Derselbe (98b), The development of the bile-capillaries as revealed by Golgis Method. The Johns Hopkins Hospital. Bull. Nr. 90—91. Sept bis Okt. 1898. 4 pag. 15 Abb.

Hepburn, David (99), Observations on the shape of the solid abdominal organs. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 33. Part. 2. pag. 248—258. 1899.

Hildebrand, H. (98), Über das Vorkommen von Magendrüsen im Ösophagus. Münch. med. Wochenschr. Jahrg. 45. Nr. 33. pag. 1057—1058. 1898.

Hochstetter (98), Über die Arterien des Darmkanals der Saurier. Morph. Jahrb. Bd. 26. pag. 213—273. Mit 3 Taf. u. 13 Fig. im Text. 1898.

Höber, Robert (99), Über Resorption im Dünndarm. Mitt. 2. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 74. H. 5 u. 6. pag. 246—271. 1899.

Holm, J. F. (97), Über den feineren Bau der Leber bei den niederen Wirbeltieren. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. 10. Bd. pag. 277—286. 2 Taf. 1897.

Jarockij, A. (98), Zavisimost' stoenija klěstok podželudočnoj železy of ich funkcionozo vanija i pitanija. (Über die Abhängigkeit des Baues der Magendrüsenzellen von ihrer Funktionierung.) Trav. Soc. imp. Natural. St. Petersburg. Vol. 29. Livr. 1. C. R. N 4. 1898. pag. 139—143.

Javotzky (98), Veränderungen der Grösse und Struktur der Pankreaszellen bei einseitiger Ernährung und beim Hungern. Inaug.-Diss. Petersburg 1898. (Russisch.)

Johnstone, James (99). On the gastric Glands of the Marsupialia. 1 Taf. Journ. of the Linnean Soc. Vol. 27. Zool. Nr. 173. pag. 1—14. 1899. (Communicated by G. B. Howes.)

Joseph, Heinr. (98), Einige Bemerkungen zu F. Maurers Abhandlung: „Blutgefässe im Epithel". 1 Taf. u. 1 Fig. Arch. mikr. Anat. Bd. 52. H. 2. S. 167. 1898.

Jungklaus, Friedrich (98), Der Magen der Cetaceen. 2 Taf. u. 12 Fig. Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. 32. N. F. Bd. 25. H. 1. pag. 1. 1898.

Kantorovicz, R. (98), Über Bau und Entwickelung des Spiraldarms der Selachier. 1 Taf.

u. 3 Fig. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 70. H. 5/6. pag. 337—364 1898 u. Inaug.-Diss. Leipzig 1898.

Kathariner, Karl (98), Über den Verdauungskanal und die „Wirbelzähne" von Dasypeltis scabra Wagler. 1 Taf. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 11. H. 4. pag. 501—508. 1898.

Klaatsch (98), Über den Bau und die Entwickelung des Tentakelapparates des Amphioxus. Verhandl. Anat. Ges. 12. Vers. pag. 184—195. 1898.

Koch, Wilhelm (98)., Die angeboren ungewöhnlichen Lagen und Gestaltungen des menschlichen Darmes. Mit 21 Abb. Deutsche Zeitschr. f. Chirurgie. 50. Bd. 1898.

Koller, Arnold (99), Ein Fall von Situs viscerum inversus totalis und seine Deutung. Inaug.-Diss. Basel 1899. 36 pag. Auch in Virchows Archiv. Bd. 156. 1899. H. 1. pag. 115—150.

Kolossow, A. (98), Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes, besonders der Drüsenepithelien und die erhaltenen Resultate. Mit 3 Taf. Arch. mikr. Anat. Bd. 52. pag. 1 bis 43. 1898.

Krüger, F. (98), Untersuchungen über die fermentative Wirkung des Dünndarmsaftes. Zeitschr. f. Biologie. 87. Bd. N. F. Bd. 19. pag 229—260. 1898.

Küttner (97), Über die Lymphgefässe der Zunge mit Beziehung auf die Verbreitungswege des Zungencarcinoms. Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. 23. Ver.-Beil. Nr. 13. pag. 91. Münch. med. Wochenschr. Jahrg. 44. Nr. 19. pag. 517. 1897.

Derselbe (98), Über die Lymphgefässe und Lymphdrüsen der Zunge mit Beziehung auf die Verbreitung des Zungencarcinoms. 4 Taf. Beitr. z. klin. Chir. Bd. 21. H. 3. pag. 732—786. 1898.

Kulagin, N. M. (98), Zur Frage über den Bau des Magens bei der Fledermaus (Vesperugo abramus) und den Zieselmäusen (Spermophilus citillus) und des Blutes bei letzteren während des Winterschlafes. Le Physiologiste Russe. 1898. Vol. 1. Nr. 3—7. (5 pag.)

Kuljäbko, A. A. (95/96), Zur Frage nach den Gallenkapillaren. St. Petersburg 1897. 94 u. VIII u. 4 pag. 8°. Mit 2 Taf. Dokt.-Diss. d. militär-med. Akad. zu St. Petersburg aus dem Lehrj. 1895/96. Nr. 86. (Vgl. das Ref. von L. Stieda im letzten Band dieser Ergebnisse.)

Derselbe (98), Einige Beobachtungen über die Leber des Flussneunauges (Petromyzon fluviatilis). Centralbl. f. Physiol. Bd. 12. Nr. 12. pag. 380—381. 1898.

Kupffer, C. v. (98), Über Sternzellen der Leber. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. 12. Versamml. in Kiel. pag. 80—86. 1898.

Derselbe (99), Über die sogenannten Sternzellen der Säugetierleber. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54. H. 2. pag. 254—288 mit 3 Taf. 1899.

Kytmanow (97), Über die Nervenendigungen in den Pepsindrüsen bei Säugetieren. Neur. Bote. 1897. Bd. 5. H. 2. (Ref. Monatsschr. f. Psych. u. Neurol. Bd. 3. H. 3. 1898.)

Latham, Arthur (98), Absence of Gall-Bladder. Proc. of the Anat. Soc. of Great Britain and Ireland. Febr. pag. 39. 1898.

Leaf, Cecil H. (99), Specimens of Liver, showing a linguiform projection of the right margin. 2 Fig. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 33. N. S. Vol. 13. Part. 3. April. Proc. of the Anat. Soc. of Great Britain. pag. XVIII—XIX. 1899.

Lenhossék, M. v. (98), Über Flimmerzellen. 3 Abb. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 12. Versamml. in Kiel. pag. 106—128. 1898.

Letulle, Maurice et Nattan-Larrier (98a), Region vatérienne du duodénum et ampoule de Vater. 8 Fig. Bull. Soc. Anat. Par. Année 73. Sér. 5. T. 12. F. 13. pag. 491—506. 1898.

Dieselben (98b), L'ampoule de Vater: étude anatomique et histologique. Arch. d. sc. méd. T. III. Nr. 3—4. pag. 180—196. Avec 7 Fig. 1898.

Leydig, F. (98), Vaskularisiertes Epithel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52. H. 1. pag. 152. 1898.

Lindemann, W. (99), Über die Sekretionserscheinungen der Giftdrüse der Kreuzotter. 1 Taf. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53. H. 3. pag. 313—321. 1899.

Lochte (98), Ein Fall von Situs viscerum irregularis, nebst einem Beitrag zur Lehre von der Transposition der arteriellen grossen Gefässstämme des Herzens. 3 Fig. Beitr. z. pathol. Anat. u. allg. Pathol. Bd. 24. H. 2. pag. 187—222. 1898.

Loukianow, S. M. (98), Sur les modifications du volume des noyaux des cellules hépatiques chez la Souris blanche sous l'influence de l'inanition complète et incomplète, comparativement à l'alimentation normale. Première communication: Recherches karyométriques. Arch. d. Soc. Biolog. p. p. l'Inst. Impér. de Méd. exper. à St. Pétersburg. T. 6. Nr. 1. pag. 81—107. — Deuxième communication. Nr. 2. Appréciation générale des données karyométriques. pag. 111—132. 1898.

Malischeff, N. (97), Einige Bemerkungen über die Nervenendigungen im Ösophagus und Magen der Vögel. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. Nr. 2. pag. 278—289. 8 Fig. 1897.

Mall, F. P. (97), Über die Entwickelung des menschlichen Darmes und seiner Lage beim Erwachsenen. Mit Taf. XIX—XXVIII. pag. 403—434. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. His gew. Suppl.-Bd. zum Jahrg. 1897.

Derselbe (98), Development of the human intestine and its position in the adult. Bull. of the Johns Hopkins Hosp. Vol. 9. Nr. 90/91. pag. 197. 1898. (Vergl. die deutsche Arbeit.)

Markowsky, Z. (98), Studien zur Morphologie der Säugetierzunge. Kosmos. Jahrg. XXII. H. 12. pag. 662—677. Mit 1 Taf. (Polnisch.) 1898.

Martinelli, Arnaldo (98), Contribuzione allo studio della topografia dei follicoli linfatici intestinali. Il Morgagni. Anno 40. Part. I. pag. 28—47. 1898.

Massari, G. (98), Sul pancreas dei pesci. Rend. dell' accad. dei Lincei Cl. fis., mat. e natur. Anno CCXCV. Vol. VII. F. 5. pag. 134—137. 1898.

Mayer, P. (97), Über den Spiraldarm der Selachier. Mitt. aus d. zool. Stat. zu Neapel. 12. Bd. 4. H. pag. 749—753. Mit Taf. 33. Berlin 1897.

Mayer, Sigmund (94), Adenologische Mitteilungen. Anat. Anz. Bd. 10. Nr. 6. pag. 177 bis 191. 1894.

Mehnert, Ernst (98), 1. Über Formvariationen der Speiseröhre des Menschen. Verhandl. d. anat. Gesellsch. pag. 201—211. 1898.

Derselbe (99), Über die klinische Bedeutung der Ösophagus- und Aortenvariationen. Arch. f. klin. Chir. 58. Bd. H. 1. pag. 1—63. Mit 2 Taf. u. 4 Zinkätzungen. 1899.

Mitchell, Louis J. (98), Notes on a Series of Thirty-Nine Cases of Meckels Diverticulum. Journ. Anat. and Physiol. London. Vol. 32. N. S. Vol. 12. Part. 4. pag. 675 bis 678. 1898.

Monti, Rina (98a), Ricerche anatomico-comparative sulla minuta innervazione degli organi trofici nei cranioti inferiori. Memoria premiata dal Reale Istituto Lombardo di Scienze e Lettere al Concorso straordinario Cagnola-Scaduto il 30. Aprile 1897. 147 pag. 12 Taf. Torino. Rosenberg e Sellier. 1898 (Eingehende Referate der drei Arbeiten von Monti finden sich in französischer Sprache in Arch. ital. de biolog. Bd. 30. 1898.)

Dieselbe (98b), Su la morfologia comparata dei condotti escretori delle ghiandole gastriche nei vertebrati. 22 pag. 4°. 2 Taf. Estratto dal Bolletino scientifico. Num. 2 e 3. Anno 1898. Pavia 1898

Dieselbe (98c), Contribuzione alla conoscenza dei plessi nervosi nel tubo digerente di alcuni Sauri (Con tavola). 8 pag. Estratto dal Bolletino scientifico. Num. 4. Anno 1897. Pavia 1898.

Moser, W. (98), Anomalous Lobulations of the Liver. Med. Rec. New York. Vol. 54. Nr. 3. pag. 88—89. 1898.

Mouchet (98), Foie à lobe gauche rudimentaire. Bull. Soc. Anat. Paris. Année 73. Nr. 4. pag. 201—202. 1898.

Mudge, G. P. (97), On the myology of the tongue of parrots. Proc. of the London zool. soc. 1897. Part. IV. pag. 815.

Müller, Erik (97), Beiträge zur Anatomie des menschlichen Fötus. 10 Taf. u. 9 Fig. im Text. Kongl. Svenska. Vet. Akad. Handlingar. Bd. 29. Nr. 2 (I. Lageverhältnisse des Dünndarms. II. Allgem. topogr. Verhältnisse der Bauchhöhle, Form der Bauchorgane des menschlichen Fötus.) 1897.

Derselbe (98), Drüsenstudien. II. 2. Taf. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 64. H. 4. pag. 624 bis 647. 1898.

Nassonow, N. V. (97), K stroeniju prščevaritel' nych organov sirijskago (Procavia syriaca). (Über den Bau der Verdauungsorgane von Pr. s.) Arb. Laborat. zoolog. Kab. Warschau. 1897. pag. 232—238.

Nauwerck, C. (98), Amitotische Kernteilung der Leberzellen. Lymphbahnen und Ikterus. Anat. Anz. Bd. 15. Nr. 9. pag. 146—148. 1898.

Neisse, R. (98), Über den Einschluss von Parotisläppchen in Lymphknoten. 2 Taf. Anat. Hefte. Abt. 1. H. 32. pag. 287. 1898.

Neumayer, L. (98), Zur Histologie der Nasenschleimhaut. 1 Fig. Sitzungsber. Ges. Morph. Physiol. München. Bd. 14. pag. 63—70. 1898.

Neuville, H. (97a), Sur le foie de quelques Antilopes. Bull. Mus. Hist. natur. T. 3. Paris. Nr. 1. pag. 21—22. 1897.

Derselbe (97b), Sur les vaisseaux intra-intestinaux des Sélaciens. Bull. Mus. hist. nat. T. 3. Paris 1897. Nr. 7. pag. 317.

Nusbaum, J. (98), Vergleichend anatomische Untersuchungen über die Sublingua, Septum linguae und Lyssa der Säugetiere. Anz. d. Akad. d. Wiss. in Krakau. Nr. 10. Dezember. 1898. pag. 434—439.

Pawlow, J. P. (98), Die Arbeit der Verdauungsdrüsen. Vorlesungen. A. d. Russ von A. Walther mit einem Vorw. u. Zus. d. Verf. sowie m. 17 Textabb. Wiesbaden, J. F. Bergmann. (XII, 199 pag.) 1898.

Pilliet, A. H. (94), Sur la structure de l'Ampoule de Vater. C. R. de la soc. de biol. T. 46. (Sér. 10. T. 1.) pag. 549—550. 1894.

Pilliet, A. et Boulart, R. (98), Note sur l'estomac composé du Semnopithèque. C. R. soc. biol. Par. T. 5. Nr. 7. pag. 216—218. 1898.

Pluder, F. (98). Über die Bedeutung der Mandeln im Organismus. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Jahrg. 32. Nr. 4. pag. 164—178. 1898.

Rautenberg, E. (98), Beiträge zur Kenntnis der Empfindungs- und Geschmacksnerven der Zunge. Inaug.-Diss. Königsberg. 45 pag. u. 2 Taf. 1898.

Rawitz, Bernhard (98), Über Lymphknotenbildung in Speicheldrüsen. 2 Fig. Anat. Anz. Bd. 14. Nr. 17/18. pag. 463—467. 1898.

Reinke, Fr. (98), Über direkte Kernteilungen und Kernschwund der menschlichen Leberzellen. Verhandl. d. Anat. Ges. 12. Vers. in Kiel. pag. 86—90. 1898.

Rengel, C. (98), Über die periodische Abstossung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus, Hydrous und Hydrobius. 1 Taf. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63. pag. 440—455. 1898.

Retzius, G. (98), Über die Gallenkapillaren. Biologische Untersuchungen. N. F. Bd. VIII. pag. 98—101. 1898.

Richard, J. et Neuville, H. (96), Foie et sinus veineux intrahepatiques du Grampus griseus. Bull. Mus. Hist natur. T. 2. Nr. 7. pag. 335—337. Paris 1896.

Romiti, G. e Sterzi, N. (96), Ricerche sopra i capillari biliari nel gatto usando il Metodo di Golgi. Atti d. soc. tosc. di sc. nat. Proc. verb. Vol. 10. pag. 73—74. 1896.

Rosenfeld, Georg (99), Klinische Diagnostik der Grösse, Form und Lage des Magens. 8 Fig. Centralbl. f. inn. Med. Nr. 1. 1899. pag. 1—14. 1899.

Roud, A. (98), Anomalie de position du duodénum et du côlon transverse chez un homme adulte. 3 Fig. Bibliogr. anatom. Tom. 6. Fasc. 4. pag. 209—213. 1898.

Sakussew, S. (98), Über die Nervenendigungen am Verdauungskanal der Fische. (Russ.

u. Deutsch.) Arb. a. d. Laborat. d. Zootom. Kab. d. k. Univers. St. Petersburg. Nr. 8. 20 pag. 1898.

Sandras, Louis (97), Contribution à l'étude de la topographie et de la chirurgie du pancréas. Thèse méd. de Lyon. 87 pag. 1897.

Schaffer, Josef (98a), Beiträge zur Histologie menschlicher Organe. IV. Zunge. V. Mundhöhle-Schlundkopf. VI. Ösophagus. VII. Kardia. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 103 pag. mit 4 Taf. Wien, C. Gerolds Sohn. 1898.

Derselbe (98b), Epithel und Drüsen der Speiseröhre. 3 Fig. Wiener klin. Wochenschr. Jahrg. 11. Nr. 22. pag. 533—536. 1898.

Derselbe (98c), Über die Verbindung der glatten Muskelzellen untereinander. Anat. Anz. 15. Bd. pag. 36—41. 1898.

Schiff, Julius (98), Über die Drüsen in der Gallenblase und ihre pathologische Bedeutung. Inaug.-Diss. Freiburg i. B. 1898.

Schirman, Daria (98). Über die Rückbildung der Dickdarmzotten des Meerschweinchens. 1 Taf. Verh. phys. med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 32. Nr. 1. pag. 1—9. 1 Doppeltaf. 1898. (Auch Inaug.-Diss. Zürich.)

Schlater (97), Zur Histologie der Leber. Vorl. Mitt. Anat. Anz. Bd. 14. Nr. 8. 1897. pag. 209—223. 11 Fig.

Schreiner, K. E. (99), Zur Histologie des Darmkanals bei Myxine glutinosa. Mit 3 Taf. Bergens Museums Aarbog 1898. Nr. I. 16 pag. Bergen 1899.

Seyfert, Georg (97), Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und zur Entwickelungsgeschichte der blinden Anhänge des Darmkanals bei Kaninchen, Taube und Sperling. Inaug.-Diss. Leipzig 1897.

Shober, John B. (98), Anomalous positions of the colon. 5 Fig. The Americ. Journ. of the med. Sc. Vol. 116. Nr. 4. pag. 405—419. 1898.

Solger, B. (97), Das Prozymogen (Bensley) der menschlichen Glandula submaxillaris. Verhandl. d. Gesellsch. deutsch. Naturf. u. Ärzte. 69. Versamml. Braunschweig 1897. Teil 2. H. 2. pag. 240. (1898.)

Stieda, Alexander (98), Über Situs inversus partialis abdominis. 2 Taf. Inaug.-Diss. Königsberg. 49 pag. 1898.

Stöhr, Ph. (98), Über Rückbildung von Duodenaldrüsen bei der Katze. Sitzungsber. d. physik.-med Gesellsch. Würzburg. Jahrg. 1898. Nr. 8. pag. 121—122.

Stopnitzki, S. (98), Untersuchungen zur Anatomie des menschlichen Darmes. 6 Taf. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 15. H. 8. pag. 219—240. 1898.

Stricker, F. (99), Plattenmodelle zur Entwickelung von Darm, Leber, Pankreas und Schwimmblase der Forelle. 3 Taf. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 16. H. 1/2. pag. 1—26. 1899.

Studnička, F. K. (98), Über die intracellulären Verbindungen, den sogen. Cuticularsaum und den Flimmerbesatz der Zellen. 1 Fig. Sitzungsber. d. k. böhm. Gesellsch. d. Wiss., math.-nat. Kl. 1898. H. 22. (66 pag.)

Swenander, Gust. (99), Beiträge zur Kenntnis des Kropfes der Vögel. 4 Fig. Zool. Anz. Bd. 22. Nr. 583. pag. 140—142. 1899.

Taylor, Edward H. (97), The surgical applied Anatomy of the Rectum. 12 Fig. Transact. R. Acad. of Med. in Ireland. Vol. 15. 1897. pag. 451—473.

Tuffier et Jeanne (99), Étude anatomique sur l'appendice et la région iléocoecale basée sur 180 nécropsies. Rev. de Gynécol. 1899. Nr. 2. Mars—avril. pag. 235—278.

Valenti, Giulio (98), Sopra la piega faringea. 1 Taf. Monit. zool. ital. Anno 9. Nr. 3. pag. 65. 1898.

Voigt, Julius (98), Zur Entwickelung der Darmschleimhaut. Nachr. v. d. k. Ges. d. Wiss. z. Göttingen, math.-phys. Kl. 1898. Nr. 4. pag. 416.

West, G. S. (98), On the Histology of the Salivary, Buccal, and Harderian Glands of the Colubridae, with Notes on their Tooth-succession and the Relationship of the Poison-

duct. 2 Taf. The Journ. of the Linn. Soc. Zoology. Vol. 26, Nr. 171. pag. 517—526. 1898.
Wex, Friedrich (98), Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie der Rachentonsille. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 34. H. 2/3. pag. 207—240. 1898. (Ausgegeben im März 1899).
Wiedersheim, R. (98), Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Für Studierende bearb. 4. Aufl. Jena, Gustav Fischer. 559 pag. 1898.
Wood, C. (98), Über die Bewegung des Schleiendarmes. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. pag. 536—537. 1898.
Woodhead, G. S. and Gray, R. W. (90), The stomach of the Narwhal: the bearing of its histology on Turners and Max Webers Nomenclature of the Stomach of the Ziphioid and delphinoid Whales. Journ. of Anat and Physiol. Vol. 24. pag. 188—194. 1890.
Young, W. J. (98), Note on the Curvature of Stomach and Duodenoum (Proc. of the Anatom. Soc. of Great Britain and Ireland, Febr.) Journ. Anat. and Physiol. London. Vol. 32. Part. 3. April. pag. XLI. 1898
Ziegler, H. E. (98). Über. Gulland, J. Lovell: The minute structure of the digestive tract of the Salmon, and the changes which occur in it in fresh Water. Zool. Centralbl. 5. Jahrg. Nr. 18/19. 1898.
Zimmermann, K. W. (95), Über die feinere Architektur der Säugetierleber. Verhandl. d. anat. Ges. auf d. 9. Vers. in Basel 1895. (Vergl. darüber Zimmermann [98]. pag. 608.)
Derselbe (98), Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. 3 Taf. u. 14 Fig. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52. H. 3. pag. 552—706. 1898.
Zoege-Manteuffel, von (98), Die Achsendrehungen des Caecums. Verhandl. d. deutsch. Ges. f. Chir. Kongr. 27, abgeh. zu Berlin 1898. pag. 546—551.

Ehe ich die Ergebnisse der Forschung an den einzelnen Organen des Verdauungsapparates zu schildern beginne, möchte ich auf einige Abhandlungen hinweisen, welche es sich zur Aufgabe gestellt haben, den ganzen Verdauungsapparat oder wenigstens den Darmkanal nur eines einzigen Tieres monographisch zu beschreiben. Es sind dies die Arbeiten von Gulland ([98a u. b], Lachs), Helly ([99b], Dasypus villosus) und Schreiner ([99], Myxine glutinosa). Wenn auch die eingehende fortlaufende Schilderung, welche das Wesen solcher Monographieen ausmacht, sich nicht kurz wiedergeben lässt, so möchte ich doch, um den hohen Wert, welche solche monographische Schilderungen für die Wissenschaft besitzen, voll anzuerkennen, wenigstens eine zusammenfassende Wiedergabe der wesentlichsten Ergebnisse der drei jüngsten Erscheinungen auf diesem Gebiete, nebst einigem, was sich daran anreiht, vorausschicken.

Der Darm von Myxine glutinosa zerfällt, wie Schreiner (98) findet, nach seinem anatomischen Bau in zwei Teile: den Vorderdarm und den eigentlichen Darm. Der Vorderdarm, der ungefähr halb so lang ist, wie der eigentliche Darm, hat eine Schleimhaut, die längsgefaltet ist, Querfalten fehlen. Das Epithel ist mehrschichtig und ähnelt in seinem Bau sehr der Epidermis. In der Wand findet man eine cirkulär ver-

laufende Muscularis, die aus einer glatten Muskulatur besteht. Ein Ventrikel fehlt. Der unterste Teil des Vorderdarms, die sogenannte Kardia, ist die schmalste Partie des Darmkanals; sie ist von quergestreiften Muskelschlingen umgeben, welche durch ihr Zusammenziehen den Vorderdarm von dem eigentlichen Darm abschnüren können. Die Schleimhaut des Darmes ist längsgefaltet, zwischen den Längsfalten findet man auch kleinere Querfalten. Ihr Epithel ist ein einschichtiges hohes Cylinderepithel, das mit einem ziemlich dicken Randsaum versehen ist, zwischen den Cylinderzellen befinden sich zahlreiche birnenförmige Drüsenzellen, deren Protoplasma kleine runde Körner enthält. Die Regeneration des Epithels geht überall im Darm vor sich ohne bestimmte Regenerationsherde. Die Drüsenzellen werden durch Teilung aus den in Funktion befindlichen Drüsenzellen gebildet, nicht aus den Cylinderzellen. In der Darmwand befindet sich eine dünne cirkulär verlaufende Muscularis, die aus einer glatten Muskulatur besteht; eine Muscularis mucosae fehlt. Zwischen der Mukosa und der Muscularis befindet sich eine Schicht grosser Fettzellen, umgeben von einem netzförmig angeordneten zellenreichen Bindegewebe, zwischen dessen Zellen Vena portae sich verzweigt. Dieses Netzwerk ist jedenfalls als ein perivaskuläres Lymphoid-Organ aufzufassen.

Gulland (98a u. b) giebt eine eingehende Schilderung des Verdauungsapparates vom Lachs. Die Schichten des Darmrohres, welche genau unter Beigabe von klaren Abbildungen beschrieben werden, stimmen in hohem Grade mit denen der Forelle überein. Interessant ist, dass im Darme die im Magen vorkommende Muscularis mucosae fehlt, während sich das Stratum compactum in beiden Organen wie in den Appendices pyloricae findet. Besondere Verhältnisse zeigen die im Frühjahre im Flusse heraufsteigenden und dort gefangenen Lachse. Bei diesen beschreibt Gulland starke Veränderungen, welche zunächst im Darme beginnen, dann sich auf den Magen fortsetzen und den ganzen Darmkanal ergreifen. Diese Veränderungen, welche sich in einem Zerfallen des Epithels der Oberfläche, dann desjenigen der Magendrüsen und der Darmfalten, auch in einem Dickerwerden des Stratum compactum äussern, fasst Gulland als einen katarrhalischen Zustand auf.

H. E. Ziegler (98) bringt in seiner Besprechung der Gullandschen Resultate diese katarrhalische Veränderung mit dem Instinkt des Wanderns derart in Beziehung, dass dieser Zustand des Darmkanales den inneren Reiz bildet, welcher den Trieb zur Einwanderung in das Süsswasser auslöst, auch findet die bekannte Thatsache (welche von Gulland von neuem bestätigt wird), dass der Salm in dem Flusse keine Nahrung zu

sich nimmt, in dem Zustande des Darmkanales eine genügende Erklärung.

In Gegensatz zu Gulland tritt dagegen Brown (98). Dieser kann den desquamativen Katarrh nicht bestätigen und schreibt den ganzen von Gulland beschriebenen Prozess postmortalen Veränderungen zu. Dagegen findet Brown andere Veränderungen beim Flusssalm. Die Fundusdrüsenzellen des Magens werden kleiner und weniger gekörnt und auch die Pylorusdrüsenzellen sind kleiner und besitzen deutlichere schleimhaltende Oberenden als beim im Meere gefangenen Lachs. — Auch die Darmepithelzellen werden mehr gekörnt und die Becherzellen fangen in manchen Fällen an, zu verschwinden. Das von Gulland hervorgehobene Dickenwachstum des subepithelialen Bindegewebes und des Stratum compactums ist nach Brown nur scheinbar und steht im Zusammenhang mit der Zusammenziehung der Wände.

Helly (99b) untersuchte die Histologie der Verdauungswege von Dasypus villosus. Aus seiner den Schlund betreffenden Schilderung interessieren besonders die von ihm an der Schlundmuskulatur und den Drüsen beschriebenen Verhältnisse und ich werde auf dieselben unten im Kapitel Schlund näher eingehen. Im Magen von Dasypus villosus nimmt nach Helly den grössten Raum die Fundusdrüsenregion ein, einen bedeutend kleineren die Pylorusdrüsenregion, ein sehr schmaler Ring ist wenigen Schläuchen der Kardiadrüsen vorbehalten und eine Schlundabteilung des Magens fehlt ganz. Das Grundgewebe des Pyloruswulstes besteht aus glatter Muskulatur, deren Fasern der Muscularis des Magens entstammten. Die Muscularis mucosae, welche im Schlund eine reine Längsschicht glatter Muskulatur darstellt, erhält im Magen auch Ringfasern. Im Darm von Dasypus villosus findet Helly das Stratum compactum nur höchst undeutlich. Die Brunnerschen Drüsen erstrecken sich über den grössten Teil des „Duodenums". Ihre Zellen sind denen der Pylorusdrüsen sehr ähnlich, sodass sich eine scharfe Grenze zwischen den Gebieten beider Drüsengattungen überhaupt nicht ziehen lässt und Helly will, wie ich dies bei Manis javanica gethan habe, auch hier unterscheiden zwischen Drüsen, welche die Muscularis mucosae durchbrechen und solchen, welche dies nicht thun und nur die letzteren als Pylorusdrüsen, alle anderen aber als Brunnersche Drüsen betrachten. Auf Grund dieser Einteilung fielen dann die Grenzen zwischen beiden Drüsengattungen in eine Ebene, welche die untere Fläche des Pyloruswulst schneidet.

Mundhöhle mit Zunge.

Hier habe ich dieses Jahr nur über einige Detailbeobachtungen zu berichten, welche ich so aneinander reihe, dass ich mit den niederen Wirbeltieren beginne und von da zu den höheren fortschreite.

Flimmerepithel des Froschrachens. — Lenhossék (98) findet, dass im Flimmerepithel des Froschrachens die Flimmerzellen sich in schleimiger Metamorphose befinden: An dem frisch untersuchten Epithel sieht man die Flimmerhaare aller noch mit solchen versehenen Zellen, selbst die der ganz verschleimten noch in lebhafter Aktion und so ergiebt sich hier die interessante Thatsache, dass die Flimmerzelle noch funktionieren kann, wenn das Cytoplasma darin bereits ganz oder fast ganz durch Schleim verdrängt ist. Die Basalkörperchen der Flimmerzellen des Froschrachens sind trotz der verhältnismässig starken Flimmerhaare als klein zu bezeichnen, namentlich sind sie niedrig und dicht zusammengedrängt, so dass bei den meisten Färbungen, auch Eisenhämatoxylin, ihr Komplex wie ein kontinuierlicher und stark gefärbter Saum erscheint. Die Basalkörperchen sind der Sitz der bewegenden Kräfte, welche auf die Flimmerhaare einwirkend, in ihnen jene peitschenförmigen Bewegungen hervorrufen. Andere Centralkörper waren in diesen Zellen nicht nachzuweisen.

Munddecke der Eidechsen. — Busch (98) findet, dass sich unter den recenten Eidechsen in Bezug auf den Bau ihrer Munddecke thatsächlich eine fortschreitende Vervollkommnung nachweisen lässt (wobei die Scincidae die am weitesten fortgeschrittenen Formen darstellen) und dass wir die obersten Glieder der Reihe als Vorstufen zur Gaumenbildung der Chelonier, Krokodile und Säugetiere betrachten können. Unter Einführung einiger neuer Kunstausdrücke bezeichnet Busch den Vorgang als die Sonderung des Stomodäums in Rhinodäum und Phagodäum. Der erste Anfang der Gaumenbildung besteht in zwei klappenartigen Schleimhautfalten, welche sich von der Seite her über die innern Nasenöffnungen legen und diese gegen die Mundhöhle abschliessen. Busch nimmt an, dass die Entstehung von Gaumenfalten von der Besetzung der Munddecke mit Drüsen ihren ersten Ausgang genommen hat. Am niedrigsten unter den untersuchten Eidechsen steht hinsichtlich des Gaumens Sphenodon, sodann folgen mit bisweilen kaum merklicher Abstufung innerhalb der einzelnen Familien die Agamidae, Iguanidae, Teiidae, Anguidae, Lacertidae und Zonuridae. Erst in der Familie der Scincidae treten auffallende Unterschiede in der Munddeckenbildung zu Tage und auch nur hier kommt es zur Herstellung eines wirklich knöchernen

Gaumens, also zu einer markanten Scheidung des Stomodäums in Rhinodäum und Phagodäum. Mehr oder weniger abseits von dieser Reihe stehen die Varanidae, Geckonidae, Chamaeleontidae und Amphisbaenidae.

Stützorgane der Säugetierzunge. — J. Nusbaum (98), dessen Verdienste um die Erforschung des Baues, der Entstehung und Bedeutung der Stützorgane der Zunge schon im letztjährigen Berichte in diesen Ergebnissen hervorgehoben wurden, hat seine Untersuchungen auf eine Reihe weiterer Tiere (zum Teil seltenes Material) ausgedehnt und eine eingehende Detailbeschreibung derselben geliefert. Bei Perodicticus (einem Lemuriden) findet Nusbaum eine gutentwickelte Unterzunge. Deren Kern (im Sinne Gegenbaurs) nennt Nusbaum „Lyssa der Unterzunge". Er fasst die Elemente des Kerns (von einer Hülle umfasstes Fettgewebe und Knorpelinseln) im Sinne Gegenbaurs als Überreste eines in die Zunge (Primitivzunge) hineintretenden Processus entoglossus der Copula des Hyoideum bei den Reptilien auf. Ausserdem findet sich eine weitere Lyssa in der Zunge selbst „Zungenlyssa". Diese Verhältnisse bei Perodicticus bezieht Nusbaum auf die beim Hund, Maulwurf etc. bekannten in folgender Weise. Bei Perodicticus hat sich der, dem unteren (öfters Skeletteile enthaltenden) Teile der Hundelyssa entsprechende Abschnitt als Unterzungenlyssa erhalten, der Abschnitt aber, der dem oberen grösstenteils Muskelelemente enthaltenden Teile der Hundelyssa entspricht, hat sich zwischen die Muskulatur der Muskelzunge eingeschoben und die Zungenlyssa samt dem Septum linguae, das nur eine Verlängerung der Lyssahülle ist, gebildet. Eine gut entwickelte Lyssa beschreibt Nusbaum bei Chiromys madagascarensis, Canis vulpes, Sorex fodiens, Ursus arctos und Manis gigas eingehend.

Drüsen der Menschenzunge. — Zimmermann (98) findet in den langgestreckten, vielfach gewundenen und verzweigten Tubuli der serösen Drüsen der Menschenzunge oft die verschiedensten Funktionsstadien in einem einzigen Querschnitt. Erst sind die Zellen klein und verhältnismässig schmal, der Kern liegt etwas von der Basis entfernt, durch einen streifigen Zellabschnitt von ihr getrennt. Dann findet man Zellen, welche eine feine dichte Körnelung zeigen. Wieder in anderen Zellen ist die Körnelung etwas dicker geworden und die Zelle hat an Grösse allmählich zugenommen. Nachdem dies sein Maximum erreicht hat, beginnen die Körnchen sich von der Basis zu entfernen, während sie an der freien Fläche zugleich austreten. Das geht so weiter, bis die Körnchen alle im Lumen sind. Sie scheinen hier aufzuquellen und dann zu verfliessen. (Vergl. darüber auch die im letzten Band dieser Ergebnisse auf pag. 43 f. wiedergegebenen Befunde Schaffers.)

Lymphgefässe der Menschenzunge. — Küttner (98) giebt für die Verbreitung der Lymphgefässe in der Zungenschleimhaut des Menschen sowie die Lymphdrüsen der Zunge und die zu ihnen führenden Hauptlymphbahnen eine eingehende Schilderung in Wort und Bild.

Speicheldrüsen.

Giannuzzische Halbmonde (Randzellenkomplexe). — Dass die von mir im letzten Bande der Ergebnisse als allein richtig bezeichnete Lehre von der Spezifität der Randzellen immer noch nicht Allgemeingut aller wissenschaftlich Denkenden geworden ist, geht daraus hervor, dass auch dieses Jahr in der Litteratur noch andere Anschauungen vertreten worden sind. So sieht z. B. L. Neumayer (98) in den Randzellen zunächst Eiweisszellen, dann lässt er sie eine Metamorphose durchmachen, schleimig degenerieren und zu reinen Schleimzellen werden. Ob er aber diesen Vorgang nur einmal im Leben der Drüsenzelle sich abspielen oder sich öfters wiederholen lässt, d. h. ob er die Ersatztheorie oder die Phasentheorie wieder auferstehen lassen will, konnte ich aus den kurzen Ausführungen nicht mit Deutlichkeit entnehmen. — Auch zwei vortreffliche neue Lehrbücher der Histologie des Menschen sind in dieser Frage dem Fortschreiten unseres Wissens nicht gefolgt. So vertreten Böhm und v. Davidoff (98) heute noch eine Anschauung, nach der Randzellen die zu Grunde gehenden Schleimzellen ersetzen sollen, während die richtige Lehre in Kleindruck verwiesen wird, und Stöhr (8. Aufl.) lehnt die richtige Lehre in einer Fussnote ab, während er im Text der Phasentheorie huldigt. — Es wäre sehr zu wünschen, dass diese beiden mit Recht so weit verbreiteten Lehrbücher, aus denen die heranwachsenden Generationen die Anfänge ihres Wissens schöpfen, derjenigen Anschauung über die Bedeutung der Randzellenkomplexe mehr Rechnung tragen würden, welche heute von der Mehrzahl der auf diesem Gebiete arbeitenden Autoren vertreten wird.

Zahlreiche andere Autoren haben sich dagegen der auch von mir vertretenen Auffassung, dass die Randzellen spezifischer Natur sind und niemals Schleimzellen werden, offen zugewandt, ja ich kann mitteilen, dass die Forschung im vergangenen Jahr auf diesem Gebiete besonders rege gearbeitet hat. Es wurde nicht nur die Anschauung weiter befestigt, dass die Randzellen spezifischer Natur sind, sondern man hat auch begonnen die Eigenschaften der Randzellen näher zu erforschen und einige wollen die Randzellen sogar schon von anderen Arten von serösen

Drüsenzellen nach der Beschaffenheit ihres Protoplasmas und dessen Einlagerungen unterscheiden können. Hören wir nun die einzelnen Autoren.

Die Frage nach der Natur der Giannuzzischen Halbmonde hält Zimmermann (98) (der die Arbeiten von E. Müller, R. Krause, Mislawsky, Smirnow u. a. kennt und auch eigene Untersuchungen angestellt hat) für endgültig gelöst und zwar in dem Sinne, dass die Randzellenkomplexe in normalen Verhältnissen nur seröses Sekret und nie Schleim liefern, also Zellen sui generis enthalten.

Aus der Beweisführung Zimmermanns hebe ich als besonders schwerwiegend den Umstand hervor, dass derselbe in den Sekretkapillaren der Randzellenkomplexe die Kittleisten mit der Eisenhämatoxylinmethode darstellen konnte. Es verhalten sich also darin die Randzellenkomplexe ebenso wie die serösen Drüsen und anders als Schleimdrüsen, was bei einer Annahme, dass die beiden Zellarten nur verschiedene Funktionszustände darstellen würden, nicht verständlich wäre. Die Randzellenkomplexe besitzen also wie die rein serösen Drüsen reichliche, zwischenzellig verlaufende Sekretgänge; die schleimzellenhaltigen Drüsenabschnitte zeigen, wie Schleimdrüsen überhaupt, dergleichen beim Menschen nicht.

Auch Frau Fuchs-Wolfring (98) kommt auf Grund ihrer Untersuchungen über den feineren Bau der Drüsen des Kehlkopfes und der Luftröhre zum Resultat, dass die echten Giannuzzischen Halbmonde als seröse Drüsenzellen aufzufassen sind.

Ferner weist E. Müller (98) zwischen Schleimzellen und den Halbmondzellen der Speicheldrüsen tiefgreifende strukturelle Verschiedenheiten nach, welche auf dem Aussehen der sowohl in der Schleimzelle wie in der Halbmondzelle enthaltenen Sekretgranula beruht. Die Körner der Schleimzellen sind grösser als die der Halbmonde, liegen dicht an einander gedrängt in dem infolgedessen nur schwach entwickelten intergranulären Netzwerke. Die Körner der Halbmonde sind kleiner und das intergranuläre Netzwerk ist kräftiger als in den Schleimzellen entwickelt. Die Körner der Halbmondzellen sind stärker lichtbrechend als die der Schleimzellen. Ferner unterscheiden sich beide in ihrem Verhalten gegen Farbstoffe. Die Strukturverhältnisse der Halbmondzellen findet Müller mit denen der Eiweissdrüsenzellen identisch. Haben Schleimzellen, Halbmondzellen, Eiweissdrüsenzellen die sie unterscheidenden Granula bei der Sekretion entleert, so sehen sie, wie Stöhr mit Recht betont, gleich aus, weil wie Müller findet, ihre protoplasmatische Grundlage vom morphologischen Gesichtspunkte ganz gleichwertig ist. (Würden wir nicht aus naheliegenden Gründen statt „gleichwertig" besser „ähnlich" setzen? Der Ref.)

Auch Kolossow (98) steht ganz auf dem Boden der Lehre von der Spezifität der Randzellen. Kolossow sieht in den Zellen der Halbmonde Drüsenelemente sui generis und betont, dass er sich etwas von der Anschauung einiger Hauptvertreter dieser Lehre (so z. B. Küchenmeister, Solger und R. Krause) entferne, welche die nahe Übereinstimmung der Randzellen mit den Zellen seröser Drüsen hervorgehoben hatten. Kolossow gelang es nämlich, originelle Veränderungen im Protoplasma der Randzellen bei der Sekretion nachzuweisen. Diese Beobachtungen gestatteten ihm die Randzellen von Zellen der Glandula parotis und einfacher seröser Zungendrüsen zu unterscheiden.

Aus den Beobachtungen Kolossows geht von neuem hervor, wie sehr wir erst am allerersten Anfange der Erkenntnis standen, als wir begannen, die Drüsen in Schleimdrüsen und in seröse Drüsen einzuteilen. Ich habe schon oft darauf hingewiesen, dass es unrichtig wäre, wollten wir alle Zellen, welche „Schleim" bilden, als Schleimzellen zusammenwerfen, weil diese Schleimbildung unser einziges vielleicht sehr lückenhaftes Wissen über die Thätigkeit dieser Zellen ist. Ebensosehr dürfte Kolossow im Rechte sein, wenn er dagegen eifert, dass wir allen denjenigen Drüsenzellen, welche nicht Schleim bilden, dadurch dass wir sie als seröse Drüsen bezeichnen, einen gemeinsamen Charakter aufdrücken, der vielleicht betreffs der Bedeutung dieser Drüsenzellen für den Organismus gar nicht an erster Stelle steht. Es scheint zweifellos, dass diejenigen Zellen, welche wir heute unter dem Namen seröse Drüsenzellen zusammenfassen, ganz verschiedene Dinge sind und oft sehr verschiedenen Zwecken dienen. Der Weg der zur Aufdeckung dieser Unterschiede führt, ist derselbe, der uns auch dem Verständnis der Art und Weise wie diese Drüsenzellen secernieren, näher bringen wird. Und so gehe ich dazu über.

Sekretionsmodus der Drüsenzellen. — Die von Kolossow an den Randzellen bei der Sekretion nachgewiesenen Veränderungen sind folgende: Während im Ruhezustande das protoplasmatische Gerüst derselben etwas grob erscheint und relativ grosse Vakuolen enthält, wird es bei der Exkretionsthätigkeit (bei lebhafter Speichelabsonderung) zarter und feiner vakuolisiert, wobei es allmählich fast ein eben solches Aussehen annimmt, wie das Gerüst der ruhenden, mit Sekret prall gefüllten Schleimzellen. Ferner ist längst bekannt, dass die Randzellen während der Thätigkeit der Drüse an Grösse zunehmen. Diese beiden Umstände scheinen Kolossow dagegen zu sprechen, dass die Randzellen ihr Sekret in Form kleiner Tröpfchen resp. Granula ausstossen. (Gegen diese Annahme hat sich auch R. Krause aus anderen Gründen ausgesprochen.) Nach Zeitlins (nicht publizierten) Untersuchungen enthalten die Randzellen in

keinem Stadium der Sekretionsthätigkeit Schleim (Muchemateinfärbung von P. Mayer).

Über die Schleimbildung in schleimbildenden Drüsenzellen (z. B. Glandula sublingualis der Katze) macht sich Kolossow folgende Vorstellung. Er betrachtet als wesentlichen Formbestandteil des Körpers der schleimproduzierenden Zellen das protoplasmatische Gerüst. Letzteres besitzt an der Peripherie eine verdickte ektoplasmatische Schicht, welche an der gegen das Drüsenlumen gerichteten Zellenoberfläche fehlt. Das Gerüst, das in seinen Maschen (Sekretvakuolen) das Sekret enthält, ist aktiv kontraktionsfähig und deshalb wird das Sekret aus der Zelle entleert. Beim Wiedererscheinen des Sekretes werden im Gerüst von neuem Vakuolen sichtbar, welche an Zahl und Grösse allmählich zunehmen.

Den Sekretionsmodus der Drüsenzellen im allgemeinen stellt sich Müller (98) so vor, dass das flüssige Sekret der Drüsenzelle aus den Sekretkörnern hervorgeht. Im letzteren handelt es sich nicht etwa um flüssige Tropfen, welche erst durch die Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit in den festen Aggregatzustand übergeführt werden. Vielmehr sind die in der Drüsenzelle enthaltenen Sekretkörnchen als krystallinische Körner zu bezeichnen, die aus den flüssigen Bestandteilen, welche die Zelle von der Blutflüssigkeit erhalten hat, in fester Form ausgefällt sind. Bei ruhiger Sekretion lassen sich die untersuchten Drüsenzellen in zwei Kategorien unterscheiden. Zu der einen gehören die Eiweiss-, Schleim-, Pankreas- und Hauptzellen der Fundusdrüsen. Das von ihnen erzeugte Sekret wird erst in der Peripherie der Zelle, in der Nähe des Hauptlumens oder der Sekretkapillaren flüssig und tritt in der Form von kleinen runden Tropfen hervor, die sich durch die Golgische Methode als „Sekretvakuolen" darstellen lassen. Ganz anders verhalten sich die Belegzellen, die sich dadurch charakterisieren, dass die körnigen Sekretvorstufen regelmässig schon in dem Inneren des Zellleibes in flüssiges Sekret übergehen, in dieser Weise die charakteristischen intracellulären Sekretkapillaren bildend. Nur bei sehr starker Sekretion können auch in den Zellen der ersten Ordnung grosse, flüssige intracelluläre Vakuolen entstehen, die den ganzen Zellkörper einnehmen.

Garnier (97b) bringt die Basalfilamente Solgers zur Sekretion in Beziehung. Garnier hat die Basalfilamente an zahlreichen serösen Drüsen des Menschen und verschiedener Säugetiere, auch im Pankreas des Frosches untersucht und sie scheinen ihm in Drüsenzellen allgemein vorzukommen. Er sieht in denselben einen differenzierten Teil des Protoplasmagerüstes der Zelle, welches sich in gewissen Fällen mit Substanzen von basophiler Reaktion beladen kann; auch die den Kern zusammen-

setzenden Substanzen scheinen der Bildung der Basalfilamente nicht fremd zu sein. Das die Basalfilamente bildende Protoplasma will Garnier mit Bouin Ergastoplasma nennen.

Sekrettropfen, Sekretkörnchen, Sekretvakuolen. — Die von mir im letztjährigen Berichte hervorgehobene (R. Krause) Trennung zwischen Sekretkörnchen und Sekretvakuolen, ist heute umsomehr erforderlich geworden, als Zimmermann neben den Sekretkörnchen in Eisenhämatoxylinpräparaten aus Drüsen auch Sekretvakuolen beschreibt, so z. B. in serösen Drüsen der Glandula submaxillaris des Menschen. Die Abbildungen Zimmermanns zeigen deutlich die Gebilde, welche er Vakuolen nennt und da die Figuren dieses Autors durchaus ein vertrauenerweckendes Gepräge tragen, so sind zweifellos solche Vakuolen auch in den Präparaten Zimmermanns vorhanden. Dass solche Vakuolen auch im Leben vorhanden waren, ist gleichfalls möglich, ob sie aber in irgend einer Beziehung zum Sekret stehen und daher den Namen „Sekretvakuolen" in dem von v. Kupffer seiner Zeit eingeführten Sinne verdienen, bliebe, wie auch Zimmermann betont, erst nachzuweisen.

E. Müller (98) versteht ganz präcis unter Sekretkörnchen feste Granula, unter Sekrettropfen flüssige Tropfen. Wenn letztere als kleine runde Tropfen aus der Zelle hervortreten, die sich durch die Golgimethode darstellen lassen, so spricht er von Sekretvakuolen. Wie er Sekretvakuolen von Sekrettropfen unterscheidet, ist mir nicht ganz klar geworden; sollte er unter Sekretvakuolen, wie es wohl das richtigste wäre, jene Räume verstehen, innerhalb welcher Sekrettropfen liegen? Warum sollen wir aber dann nicht auch jene Räume Sekretvakuolen nennen, innerhalb welcher Sekretkörnchen liegen? Der Aggregatzustand des Inhaltes bedingt doch nicht die Vakuole. Meiner Ansicht nach können wir des Wortes „Vakuole" für die Speicheldrüsen ganz entraten.

Endigung der Sekretkapillaren der Speicheldrüsen. — Wie im letztjährigen Berichte dargelegt wurde, bestand bisher die Frage, ob die Sekretkapillaren der Speicheldrüsen intracellulär oder intercellulär endigen. Gegen E. Müller und Stöhr, die sich für eine intercellulare Endigung entschieden hatten, wollte R. Krause immer noch an einer intracellulären Endigung festhalten. Zimmermann (98) hat für die Entscheidung dieser Frage eine neue Beweisführung angebahnt und zwar mit Hülfe der Kittleisten, welche als überall zwischen den Rändern freier und befeuchteter Zelloberflächen vorhandene Einrichtungen auch in der Wand zwischenzelliger (intercellulärer) Sekretgänge zu finden sind, während sie an binnenzelligen (intracellulären) Gängen fehlen müssen. Zimmermann kommt zum Resultat, dass (von den hierhergehörenden

Drüsen) Parotis, Pankreas, seröse Zungendrüsen, seröser Abschnitt der Submaxillaris, der Sublingualis und verwandter Drüsen nur zwischenzellige Sekretkapillaren zeigen. Die Beweisführung Zimmermanns ist eine eingehende und auch durch die beigegebenen klaren Abbildungen überzeugende, sodass ich die Frage im Sinne von E. Müller, Stöhr und Zimmermann für entschieden halten möchte. — Auch nach Kolossow (98) stellen die Sekretkapillaren der Halbmonde intercelluläre Kanälchen dar, deren Wände aus verdichtetem Protoplasma gebildet sind.

Intercellularbrücken der Drüsenepithelzellen. — Kolossow (98) konstatiert Intercellularbrücken in den einfachen Drüsen der Mundhöhle, der Zunge, der Speiseröhre (beim Hunde), den Speicheldrüsen: Glandula submaxillaris, sublingualis und parotis, sowie auch in den einfachen serösen Drüsen der Zungenwurzel, den Magendrüsen (Fundus- und Pylorusdrüsen), den Brunnerschen und Lieberkühnschen Drüsen, der Bauchspeicheldrüse und der Leber. Mit Bestimmtheit behauptet Kolossow dagegen, dass zwischen den Elementen der glatten Muskulatur der Wirbeltiere keine Verbindungsbrücken vorkommen, sondern nur scheinbare, welche bei der Kontraktion der Muskelzellen infolge einer eigentümlichen Struktur derselben auftreten.

Muskulöse Epithelzellen Kolossows. — An den Drüsentubulis der Glandula submaxillaris, sublingualis, parotis, der einfachen serösen Zungendrüsen, den einfachen Schleimdrüsen der Zunge, der Mundhöhle, der Speiseröhre (beim Hunde) findet Kolossow (98) Muskelelemente von epithelialer Herkunft, muskulöse Epithelzellen.

Lymphknoten in Speicheldrüsen. — Rawitz (98) beschreibt in der Submaxillaris von mehreren gesunden Exemplaren von Cercopithecus sabaeus Lymphknotenbildung. Kleinere Anhäufungen von Lymphzellen sind als Vorstufen von grösseren aufzufassen. Dass sich kleinere Ansammlungen von lymphadenoiden Massen zwischen die Drüsen und in die Drüsen hinein erstrecken, beschrieb auch S. Mayer (94) für viele Tiere. Ich kann die Angaben von S. Mayer und Rawitz an mir vorliegenden Präparaten für den Dachs bestätigen. Wie S. Mayer hervorhebt, bildet die zuerst von Flesch und Rubeli betonte Vergesellschaftung von absonderndem, echtem Drüsengewebe und lymphadenoider Substanz ein sehr weit verbreitetes Vorkommnis. Die Befunde von Rawitz an Cercopithecus sind noch deshalb von besonderem Interesse, weil derselbe findet, dass hier die Anhäufungen von lymphadenoidem Gewebe stets nur in der „Adventitia" (wie Rawitz das die Speichelröhren umgebende interstitielle Bindegewebe nennt) der Speichelröhren liegen, während niemals secernierende Abschnitte der Drüse in ihnen eingeschlossen

sind. — Endlich gehört hierher eine Angabe von Neisse (98), der an allen von ihm an der Schnittserie untersuchten Parotiden des neugeborenen Menschen Lymphknoten in grösserer Zahl eingestreut fand, sowohl im Innern der Drüse wie auch an ihren Rändern. Neisse sucht für dieses Auftreten von Lymphgewebe eine tiefere Bedeutung, er denkt daran, dass ein Teil der Speichelkörperchen, die sonst hauptsächlich aus den Tonsillen und Zungenbälgen hervorgehen, hier ihren Ursprung nehmen könnte, auch dass die Lymphknoten in der Parotis möglicherweise (wie Rubeli dies für das die Ösophagealdrüsen umgebende Lymphgewebe vermutete) geeignet wären, eine Infektion der Parotis durch eintretende Mikroben zu verhindern.

Wenn man auch diesen Lymphzellherden eine derartige Bedeutung mit Neisse zuschreiben wollte, so erklärt dies doch nicht, wie denn die Entstehung dieser Herde zu denken ist. Und die Entstehung ist nach meiner Ansicht auch für das lymphoide Gewebe der verschiedenen Speicheldrüsen in denselben Ursachen gegeben, welche ich für das Lymphgewebe des Darmes vertreten habe. Das Lymphgewebe, eines der mobilsten Organe des Körpers tritt überall da auf, wo günstige Ernährungsverhältnisse geboten sind und die Raumverhältnisse dies zulassen. Dass die grossen Drüsen der Mundhöhle gut ernährt werden, darüber dürfte kein Zweifel bestehen und damit ist auch das Auftreten von Lymphgewebe wohl verständlich.

Zur Histogenese der Speicheldrüsen. — Falcone (98) untersuchte die Histogenese und Struktur der Speicheldrüsen bei einem menschlichen Embryo von 22 Wochen, beim neugeborenen Kinde und beim Fötus von Hund und Ratte. Auf die Bildungsperiode folgt die Wachstumsperiode, während welcher sich die Epithelien modifizieren. Es treten helle Zellen in den Epithelknospen auf. Diese Erscheinung rührt nicht, wie Chievitz annahm, vom Auftreten von Schleimgehalt her, man kann vielmehr in diesem Entwickelungsstadium noch nicht von der Anwesenheit irgend eines Sekretes sprechen. Erst später treten als Anfänge der funktionellen Thätigkeit der Zellen mit Hämatoxylin sich stark färbende Körnchen auf. Diese Körnchen erreichen zwar vor der Geburt niemals die erwachsene Form, könnten jedoch von der Zelle ausgestossen werden und so die Sekretion ermöglichen.

Schlangendrüsen. — Über die Speicheldrüsen (auch Giftdrüse) der Schlangen sind mir neuere Arbeiten von vier Autoren (Bisogni, Kathariner, Lindemann und West) bekannt geworden.

Neben der bekannten unteren in der Zungenscheide gelegenen und in dieselbe einmündenden Drüse findet und beschreibt Bisogni (94, 96)

und 97) in mehreren Arbeiten eine obere Zungenscheidendrüse bei allen von ihm untersuchten Vipern.

Kathariner (98) unterscheidet im Anschluss an Leydig und Reichel bei Dasypeltis scabra Wagler, Oberlippendrüsen, Giftdrüsen, Unterlippendrüsen, Nasendrüsen, vordere Unterzungendrüsen, hintere Unterzungendrüse, die Ausführgänge der letzteren deuten die paarige Zusammensetzung dieses unpaarigen Organs an, hinten öffnen sie sich in die Zungenscheide. Die Giftdrüse ist nicht als eine besondere Partie der Oberlippendrüse (wie dies früher geschah) zu bezeichnen; sie hat vielmehr mit dieser gar nichts zu thun und ist ein ganz selbständiges Organ, sowohl ihrer Entstehung als ihrem Baue nach. Sie ist eine tubulöse verästelte, ein kompaktes Ganze darstellende Drüse mit einem einzigen, ventral entstehenden Ausführgang, der auf der Kante des Oberkiefers in die Schleimhauttasche eines bestimmten Zahns mündet. Die Oberlippendrüse dagegen besteht aus zahlreichen alveolären Einzeldrüsen, deren Ausführgänge getrennt von einander und zwar in der Furche zwischen Oberkiefer und Lippenrand münden.

Lindemann (99) findet, dass der Prozess der Sekretion in der Giftdrüse der Kreuzotter (Pelias berus), der Speichelsekretion analog, in dem Auftreten von homogenen Tröpfchen im Protoplasma der Zellen, welches dabei heller wird, besteht. Bei der physiologischen Entleerung wird sofort die Peripherie der Zellen dunkler gekörnt, was augenscheinlich von dem Ausscheiden des Sekretes abhängig ist. Bei der Pilokarpinvergiftung sieht man dagegen eine Steigerung der Bildung dieser hellen Tropfen, weshalb die Zellen viel höher und heller werden.

Auch West (98) hat die Speicheldrüsen der Schlangen untersucht. Die bei diesen Tieren als Parotis bezeichnete Drüse (die Giftdrüse bei den Giftschlangen) ist zwar im ganzen von serösem Typus, zeigt aber in ihrem Sekret schleimige Beimischung. Letztere rührt nun daher, dass zum Teil das Ende des Ausführganges selbst schleimbildende Zellen enthält, zum anderen Teil von accessorischen Schleimdrüsen, welche in den Ausführgang münden und bei verschiedenen Species in ihrer Ausbildung wechseln. Die Labialdrüsen sind nach West reine Schleimdrüsen. Bei den proteroglyphen Colubridae ist das Lumen der Drüsenschläuche weit und das Epithel einschichtig. Schwieriger zu verstehen sind die Verhältnisse offenbar bei den aglyphen und opistoglyphen Formen. Es handelt sich wie aus Abbildungen Wests hervorgeht, hier nicht um einen einfach schlauchförmigen Bau, vielmehr teilen ins Innere vorspringende Septen die Räume ab, die Anordnung wird dadurch eine so komplizierte, das West daran dachte, es handle sich in der epithelialen Auskleidung

um mehrere Schichten von Zellen und sogar um Bildungen ähnlich den Randzellenkomplexen. Aus Wests Abbildungen geht ferner hervor, dass die in Ruhe befindlichen Zellen eine innere schleimhaltige und eine äussere protoplasmatische Zone zeigen. Bei der Sekretion würden nach West die Zellen sich öffnen und ihren Inhalt entleeren, sodass nach den Abbildungen zu schliessen nur der basale den Kern enthaltende Teil der Zelle erhalten bleiben würde.

Schlund.

In diesem Kapitel habe ich über eine Reihe interessanter Beobachtungen zu berichten, welche am Schlunde von verschiedenen Wirbeltieren gemacht wurden. So hat der Schlund einer sich ausschliesslich von Eiern ernährenden Schlange Dasypeltis scabra und der zum Zerbrechen der Eier im Schlunde derselben dienende Apparat durch Kathariner (98) eine eingehende Neubearbeitung gefunden, auf welche ich hier um so genauer eingehen möchte, als die Arbeit Kathariners im II. Teil meines Lehrbuches nicht mehr berücksichtigt werden konnte. Daran werden sich anreihen Beobachtungen von Swenander (99) über den Kropf der Vögel, Hellys (99b) und Cattaneos (98) Beschreibung des Schlundes von Dasypus villosus und vom Delphin und endlich die jüngsten Funde am Schlunde des Menschen nach Birmingham (98a und b), D'Hardiviller, Hildebrand (98), Mehnert (98) und Schaffer (98b).

Bei Dasypeltis sind die Zähne, welche so klein sind, dass sie früher ganz übersehen worden sind, auf Ober- und Unterkiefer und das Palatinum beschränkt. Die Funktion der Zähne wird hier übernommen von 30 knöchernen Apophysen, welche von den Körpern der 30 auf Atlas und Epistropheus folgenden Wirbel ventralwärts vorspringen, und teilweise die Wand des Schlundes durchbohrend, in diesen hineinragen. Da die Schlange sich ausschliesslich von Eiern ernährt, so dienen die Apophysen dazu, die ganz verschluckten Eier erst im Schlund zu zerbrechen, sodass von dem flüssigen Inhalt gar nichts verloren geht. Kathariner (98) hat diese Verhältnisse bei Dasypeltis scabra Wagler genauer untersucht und findet folgendes. Von den Hypapophysen (untere Fortsätze) der 34 vordersten Wirbel zeichnen sich besonders die des 22.—26. Wirbels durch ihre Grösse und die zum Zerbrechen der verschluckten Eier geeignete Form aus; auch die betreffenden Wirbel sind besonders stark gebaut. Die Zahl der Hypapophysen, welche die Schlundwand durchbohren, scheint in dem vorderen Teil des Schlundes individuellen Schwankungen unterworfen, hinten konstant zu sein. Das Gewebe der Hypapophysen ist

echtes Knochengewebe; eine Schmelzbekleidung, wie sie seither angenommen wurde, fehlt. Die Hypapophysen liegen frei in bindegewebigen Taschen, an deren Mündungen in den Ösophagus dessen Epithelauskleidung unterbrochen ist. Hinter dem Ösophagus verengt sich der Verdauungskanal plötzlich, sodass der Eintritt grosser Fragmente von Eischalen in ihn unmöglich gemacht ist. Bei einem jungen, 38 cm langen Tier, das eine andere Nahrung als die erwachsenen Tiere aufnimmt, waren die Zähne der Mundhöhle verhältnismässig gross, die Darmenge noch nicht ausgebildet; der Darminhalt bestand aus Erde und Sandkörnern. Von den spezifischen Anpassungen an die spätere Einahrung waren aber schon vorhanden der Durchbruch der Hypapophysen der hinteren Gruppe in den Schlund, während die Hypapophysen der vorderen Gruppe auch schon in Bildung begriffen waren. Trotz der Rückbildung der Zähne bei den erwachsenen Tieren waren die typischen Drüsen der Mundhöhle vollzählig vorhanden und gut entwickelt.

Die nahen Beziehungen zwischen den Hypapophysen der Wirbelsäule und dem Verdauungskanal bei Dasypeltis scabra erscheinen uns weniger als eine Thatsache, die im ganzen Tierreich nicht mehr ihres Gleichen hat, wenn wir die Hypapophysen der Schlangenwirbel überhaupt ins Auge fassen, wie dies von Rochebrune geschehen ist. Die Hypapophysen erheben hier die Mukosa des Anfangs des Verdauungsrohres und bilden eine gezähnelte und einige mm vorspringende Linie. Noch beschreibt Kathariner Lymphknötchen im Ösophagus von Dasypeltis scabra. Bei dieser Schlange findet sich eine, vielleicht der sich bei Python bivittatus findenden Andeutung eines Blindsackes zu vergleichende, sackförmige Ausstülpung am Ende des Magens hinter der dort ringförmig vorspringenden Falte.

Swenander (99) unterscheidet auf Grund von bei verschiedenen Vögeln schon auf früher Stufe des Embryos zum Vorschein kommenden Unterschieden vier verschiedene Kropftypen: 1. bei Columbae, 2. bei Raptatores, 3. bei Rasores, 4. bei den Fringilliden und einigen Sumpf- und Schwimmvögeln. Swenander verspricht den Unterschied zwischen den vier Typen näher besprechen und auch die mikroskopische Anatomie berücksichtigen zu wollen.

Hinsichtlich der Ösophagealdrüsen bietet Dasypus villosus nach Helly (99b) den interessanten Befund, dass diese Drüsen über die ganze Länge des Ösophagus sich erstrecken. Dieses bisher nur bei ganz wenigen Tieren einer Ordnung (Hund, Fuchs, Dachs) beschriebene Verhalten ist damit in einer weiteren Ordnung konstatiert, sodass es also fernerhin

durchaus nicht etwa als eine Eigentümlichkeit der Carnivoren aufgefasst werden darf.

Eingehend schildert Helly (99b) unter Beigabe von klaren Abbildungen die Art des Austausches der quergestreiften Muskulatur, welche am Anfang des Schlundes von Dasypus villosus überwiegt, in die glatte, welche am unteren Ende überwiegt. Die glatten Muskelfasern bilden gleichsam das Grundgewebe, in welchem die quergestreiften Fasern teils einzeln, teils zu dünnen Bündeln vereinigt verlaufen. Es ist von zahlreichen Säugetieren und dem Menschen bekannt (vergl. darüber mein Lehrbuch II. pag. 126—157), dass der Übergang der quergestreiften Muskelfasern in die glatte Muskulatur im Ösophagus meist ein ganz allmählicher ist, indem sich glatte Muskelbündel zwischen die quergestreiften Fasern einschieben und Helly hat mich missverstanden, wenn er mir die Ansicht zuschreibt, dass die quergestreifte Muskulatur auf der Strecke, welche sie im Schlunde herabreicht, die ausschliessliche Muskulatur der Speiseröhre darstellt. Da ich vermute, dass Helly zu dieser Anschauung durch meine tabellarische Zusammenstellung (auf pag. 121 f. meines Lehrbuchs II. über das Nachabwärtsreichen der quergestreiften Muskulatur im Schlunde verschiedener Säugetiere) kam, so sei auch für andere, welche mein Lehrbuch zu Rate ziehen, hervorgehoben, dass diese Angaben auf pag. 121 f. nur sagen, wie weit quergestreifte Muskulatur im Schlunde nach abwärts reicht, dagegen nicht von wo an glatte auftritt. Darüber müsste eine eigene Tabelle aufgestellt werden, etwa in der Art der von Welcker und Schweigger-Seidel für den Menschen gegebenen (siehe pag. 156 meines Lehrbuches II). Es erfordert diese Frage eine gründliche vergleichende Durcharbeitung. Vorläufig müssen wir uns mit den wenigen in meinem Lehrbuch II. pag. 126—157 sich findenden Notizen begnügen, welche Helly durch die von ihm bei Dasypus villosus geschilderten Verhältnisse um eine weitere sichere Thatsache vermehrt hat.

Die Verhältnisse bei Dasypus villosus sind jedenfalls sehr interessant, weil sich bei diesem Tier der Austausch der quergestreiften Muskulatur in die glatte nach der Schilderung Hellys über die ganze Länge des Schlundes erstreckt, ein Verhalten, das, wie Helly mit Recht hervorhebt, nicht als das gewöhnliche zu betrachten ist.

Cattaneo (98) beschreibt den Ösophagus von Delphinus tursio unter Berücksichtigung des mikroskopischen Befundes eingehend. — Erwachsener Delphinus tursio: Die Ösophagusmuskulatur ist glatt, nur im höchsten Teil unter dem Pharynx findet sich auch quergestreifte Muskulatur.

Beobachtungen am menschlichen Schlund. — Mehnert (98) findet, dass die ringförmigen Einschnürungen der Speiseröhre im ganzen

in der Zahl von 13 vorkommen können, von denen aber bei einem Individuum gewöhnlich nur einzelne deutlicher ausgeprägt sind. So fand Mehnert im mittleren Teil des Ösophagus in Maximum vier Einschnürungen gleichzeitig ausgebildet, zwischen ihnen kann man fünf spindelförmige Erweiterungen unterscheiden. Auf einen segmentalen Charakter der ringförmigen Engen schliesst Mehnert aus dem Umstande, dass gewöhnlich die Eintrittsstelle einer Ösophagusarterie genau der Lage einer physiologischen Enge entspricht. Die zwischen zwei zunächst gelegenen Einschnürungen befindliche spindelförmige Erweiterung würde demnach einer metameren Darmeinheit entsprechen. Ein solches Darmsegment bezeichnet Mehnert als „Enteromer". Für diese Auffassung spricht ferner der Umstand, dass die Zahl der bisher ermittelten Spindelabschnitte, d. h. die Zahl der Enteromere der Speiseröhre (12) genau der Zahl der Wirbel entspricht, welche zwischen Cartilago cricoidea und Kardia liegen. Die Zahl der physiologischen Engen (13) entspricht genau der Zahl der Zwischenwirbelscheiben.

In einem Vortrage beleuchtet Schaffer (98b) das phylogenetische Interesse und die praktische Bedeutung, welche den von ihm im Ösophagus beschriebenen (Schaffer [98a], siehe das letztjährige Referat) in der Mukosa gelegenen eigentümlichen Drüsen zukommt. Da ich den Schafferschen Fund in meinem letzten Referate eingehend besprochen habe, möchte ich diesmal nur darauf hinweisen, dass die Anlage dieser Drüsen seither beim siebenmonatlichen Fötus von D'Hardiviller (97) (cit. nach Schaffer [98b]) beschrieben wurden.

Die Rüdinger-Schafferschen in der Mukosa gelegenen Ösophagealdrüsen haben eine weitere Bestätigung erfahren durch Hildebrand (98). Dieser findet solche Drüsen im Bereich von zwei an der Seite des menschlichen Ösophagus in der Höhe des Ringknorpels neben einander gelegenen ungefähr ein Pfennigstück grossen Stellen. Die Drüsen liegen in der Mukosa, d. h. oberhalb der Muscularis mucosae. Zwischen den eigentümlichen Drüsen liegen verstreut Schleimdrüsen. Hildebrand hebt besonders den Unterschied hervor, der zwischen diesem Drüsenlager und dem am unteren Ende des Ösophagus von Eberth (1897, Fortschr. d. Med. pag. 251) beschriebenen ebenso gebauten Drüsenlager besteht. Während Eberth glaubt, dass es sich in seiner Beobachtung um eine Absprengung von Magenschleimhaut durch das Ösophagusepithel handle, deutet Hildebrand das Drüsenlager am oberen Ende des Ösophagus, sich an Schaffer anschliessend, als heterotopisch hier entstandene Drüsen.

Nach Birmingham (98a und 98b) sind die Längsmuskelfasern des Ösophagus nicht, wie dies gewöhnlich angegeben wird, oben in drei Bänder

geteilt, ein vorderes und zwei seitliche. An einem Punkt an der Rückseite des Rohres ungefähr $1^1/_2$ Zoll unter dem Cricoid divergieren die Längsfasern jeder Hälfte von einander und bilden zwei Längsbänder mit einem V förmigen Zwischenraum. Die zwei Bänder winden sich allmählich aufwärts und vorwärts rund um die Seite des Ösophagus, ziehen unter dem unteren Rand des Constrictor inferior durch und gelangen zur Vorderseite, begegnen sich, aber vereinigen sich nicht und endigen unter der Mitte des Ringknorpels, an einer starken gemeinschaftlichen Sehne, welche oben am oberen Ende der Vertikalleiste auf der Rückseite des Ringknorpels angeheftet ist. Der V förmige Zwischenraum zwischen den divergierenden Bändern wird durch die Ringfasern des Ösophagus ausgefüllt, welche dünn bedeckt sind, unten durch unregelmässig gefiedert angeordnete oder gekreuzte Fasern, welche von der Längsschicht stammen und oben durch den überspringenden unteren Rand des Ösophagealteils des Constrictor inferior, mit welchem sich die Ringfasern vermischen. Die Ringfasern enden oben, an der Rückseite, indem sie sich mit den Fasern des Ösophagealteils des Constrictor inferior vermischen. Das höchste Bündel an der Seite verlängert sich vorwärts und aufwärts jederseits zum äusseren Rand der gemeinschaftlichen Sehne der Längsfasern, während vorn die Ringfasern allmählich dünn werden, und endlich in geringer Entfernung unter der Mitte des Ringknorpels aufhören. Der untere oder Ösophagealteil des Constrictor inferior unterscheidet sich von dem Rest des Muskels, in den sich seine Fasern von der einen Seite zur andern fortsetzen und kreuzt sich oder verbindet sich mit der Raphe nicht. Er bildet einen deutlichen Übergang zwischen den Ringfasern des Ösophagus und dem unteren Constrictor proprius. Hinten, wenn man die Muskulatur sorgfältig aufhebt, findet man gewöhnlich abwärts und einwärts verlaufend in geringer Entfernung von der Mittellinie jederseits wenige dünne und zerstreute Muskelbündel, welche einen Musculus pharyngo-oesophagealis darstellen, der oben aus dem Gewebe entsteht, in welchem der Palatopharyngeus endigt und unten aufhört, indem er sich mit seinem Genossen kreuzt und sich mit den Ringfasern nahe dem Oberende des Ösophagus verbindet, welche Fasern er befestigen hilft.

Magen.

Oberflächenepithel. — Unter den interessanten Beobachtungen, welche Zimmermann (98) über das Oberflächenepithel des Magens machte, wird wohl die bedeutendste der Nachweis der Centralkörper dieser Zellen sein. Dieselben liegen in der Mitte des Oberendes (welches Zimmermann

mit dem etwas langen Namen „die von Sekret erfüllte Zellhälfte“ oder „die helle Zellhälfte“ bezeichnet). Die Centralkörper erscheinen als zwei Pünktchen, welche stets so orientiert sind, dass die Verbindungslinie beider in der Zellachse liegt. In einiger Entfernung um die Centralkörper findet sich ein Kreis (eigentlich Kugelschale) von Pünktchen, welche eben an der Grenze der Sichtbarkeit liegen, und die Zimmermann als das van Benedensche Körnerstratum auffasst.

Ausserdem äussert sich Zimmermann im Sinne der von mir mehrfach vertretenen Ansicht, dass das Oberende der Zelle nicht ausschliesslich ein Schleimpfropf ist, der ausgestossen wird. Zimmermann erkennt im Oberende ein feines, wahrscheinlich kontraktiles Protoplasmagerüst, das das Mikrocentrum der Zelle enthält und das ganze Oberende durchsetzt. Die Sekretion denkt sich Zimmermann so: Kontraktion des centrirten Protoplasmagerüstes und dadurch Heraustreten des Schleimes. Gerade der Umstand, dass Zimmermann am Menschen untersuchte, macht seine Resultate für die von mir vertretene Anschauung wertvoll. Bisher konnte ich die Anschauung, dass das Oberende ein sich erhaltendes Organ der Zelle ist, nur durch meine Befunde an Tieren beweisen und diejenigen Autoren, welche die glücklichen Besitzer menschlichen Materials waren, konnten mir entgegenhalten: das ist eben beim Menschen anders. Durch die Zimmermannschen Angaben bin ich nun in die Lage gesetzt, dem zu widersprechen und die Irrlehre vom „Platzen“ der Magenepithelien bis in ihren letzten Schlupfwinkel zu verfolgen. Es erscheint dies notwendig, da Stöhr trotz meiner öfteren Darlegungen (mein Lehrbuch I. pag. 11, 15, 36, 219 ff, 464, diese Ergebnisse Bd. 6 pag. 122) noch in der 1898 erschienenen achten Auflage seines Lehrbuches auf pag. 53—54 und Fig. 16 seinen Lesern das Märchen vom Platzen der Magenepithelien von neuem erzählt.

Magendrüsen. — Die überraschenden Resultate, welche die Anwendung der Golgi-Methode auf die Magendrüsen der Säugetiere ergab, liessen es als wünschenswert erscheinen, auch die niederen Wirbeltiere zu solchen Untersuchungen in höherem Masse heranzuziehen, als dies bisher der Fall war. (Bezüglich der einschlägigen älteren Litteratur verweise ich auf den I. Teil meines Lehrbuches.) Neuerdings hat Rina Monti (98 b) auf breiter Basis derartige Untersuchungen vorgenommen. Zahlreiche Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel gaben gute Resultate. Die einfachsten Verhältnisse zeigte der Bau der Magendrüsen bei den Knorpelfischen, wo die Schläuche nur selten geteilt und hier und dort mit kleinen und groben Seitendivertikeln versehen sind. Bei Teleostiern finden sich verzweigte Drüsenschläuche mit zahlreichen feinen Seitendivertikeln

aber diese Schläuche zeigen deutlich und sicher Anastomosen. Da Rina Monti letzteres Verhalten bei den übrigen Vertebraten nicht konstatierte, sieht sie darin ein weniger vorgerücktes Entwickelungsstadium. Geht man von den Knorpelfischen zu den Batrachiern und Sauriern, so finden sich komplizierter und mehr differenziert werdende Schläuche, aber nirgends die pericellulären Netze, welche sich bei Säugetieren finden. Nur bei Vögeln beschreibt Rina Monti ein pericelluläres Kanälchennetz, jedoch umfasst bei Vögeln immer nur eine Masche eine Drüsenzelle. Auch vereinigen sich die Kanälchen nicht wie bei Säugetieren zu einem zum Centralkanal führenden Zweige, sondern die Kanälchen gehen isoliert dorthin. Wenn endlich Rina Monti die Wichtigkeit der Untersuchung niederer Säugetiere für diese Frage betont, so möchte ich wiederholt darauf hinweisen, dass die Chelonier im Bau ihrer Magendrüsen die höchste Differenzierung unter den Reptilien erreichen und dass sich dort am ehesten (wie mir dies mit anderen Methoden gelang) auch mit der Golgischen Methode Bilder erhalten lassen werden, welche denen bei Säugetieren sich findenden nahe stehen.

Die von Rina Monti bei Teleostiern beobachteten Anastomosen der Magendrüsen leiten uns über zu entsprechenden Befunden Zimmermanns am Pferde.

Die Drüsenschläuche der Fundusdrüsenregion des Pferdes bilden nach Zimmermann (98) in der Mitte der grossen Kurvatur durch Anastomosen unter einander ein Netzwerk oder Balkenwerk, das sich aber nur in der der Muskularis zugekehrten Schleimhauthälfte (gewöhnlich jedoch nur $^{2}/_{5}$) als ganz regelmässige Erscheinung zeigt. Es handelt sich dabei nicht etwa nur um eine Aneinanderlagerung der Schläuche, sondern es gehen auch die Lumina in einander über. Zimmermann vergleicht diese Zustände bis zu einem gewissen Grade mit denjenigen in der Leber der Amphibien. Beim Hunde fanden sich an einer einzigen Stelle und beim Menschen in einigen Fällen gleichfalls derartige Verhältnisse. Um die Anordnung der Anastomosen besser ersichtlich zu machen, gebe ich die Einteilung der Schleimhaut beim Pferd nach Zimmermann wieder. Dieser unterscheidet: 1. Schicht der Magengrübchen, 2. Schicht der Drüsenhälse, 3. Schicht der Schaltstücke, 4. Schicht der Drüsenkörper, an der man noch folgende vier nicht so scharf getrennte Unterabteilungen machen könnte. a) Schicht frei von Knotenpunkten (Anastomosen), b) Schicht arm an Knotenpunkten und geschlossenen Maschen, c) Schicht reich an Knotenpunkten und geschlossenen Maschen, d) Schicht der Endkammern. Bezüglich einer genaueren Beschreibung dieser Schichten mit Massangabe ver-

weise ich auf die Arbeit selbst. Dagegen möchte ich von den Befunden Zimmermanns noch folgende erwähnen.

An mit Schwefelammonium resp. Kochsalz fixierten Golgipräparaten, welche mit Delafieldschem oder Böhmerschem Hämatoxylin und Fuchsin S nachgefärbt wurden, konnte Zimmermann für den Dachshund und die Katze feststellen, dass sämtliche feinste Sekretgänge (Sekretbäumchen und Körbchen) der Belegzellen im Protoplasma im allgemeinen in einer mittleren, zwischen Kern- und Zelloberfläche befindlichen Schicht, also intracellulär und nicht pericellulär lagen.

Zum selben Schlusse kam Zimmermann an Präparaten von Menschen bei Färbung mit Eisenhämatoxylin. Doch ist er der Ansicht, dass die binnenzelligen (intracellulären) Sekretwege der Belegzellen keine absolut dauernden und unwandelbaren Verhältnisse darstellen, dass sie also wechseln und sich neubilden können, was jedoch eine gewisse Konstanz in den Hauptzügen durchaus nicht ausschliesst. Zimmermann stellt sich den Sekretionsmodus der Belegzelle so vor, dass es die Körnchen dieser Zellen wären, welche flüssig werdend Sekretströme bilden, die in bäumchenförmig (Mensch, Hund), oder netzförmig (weitmaschig bei Pferd und Katze, engmaschig bei Nagern) angeordneten Sekretbahnen fliessen, schliesslich die Zelle verlassen und entweder gleich in das Hauptlumen oder in einen gröberen primären Seitenzweig des Hauptdrüsenlumens gelangen oder erst später nach dem Passieren durch sekundäre feinere, zwischenzellige Sekretgänge (Mensch, Pferd). Die Sekretmassen in den Seitengängen des Hauptdrüsenlumens können, da sie bei Fixationen gerinnen und nur so erhalten bleiben, Fortsätze (Stöhr) der Belegzellen vortäuschen. Die eigentliche freie Oberfläche der Belegzellen ist deutlich durch Kittleisten, welche sie mit den Nachbarzellen verbinden, markiert.

E. Müller (98) kommt hinsichtlich der Fundusdrüsen des Magens zu folgenden Resultaten: Die Sekretwege der Fundusdrüsen bestehen aus dem Hauptlumen und den Quergängen, die von einer distinkt hervortretenden den Hauptzellen zugehörigen ektoplasmatischen Membran begrenzt sind, und den Korbkapillaren, welche intracellulär gelegene Sekretkanälchen darstellen. Sowohl in den Beleg- wie in den Hauptzellen entwickelt sich das Sekret aus Körnern, die, ehe sie sich in flüssiges Sekret umwandeln, zwei Stufen durchmachen, indem sie in den fixierten Präparaten erst stark färbbar sind, dann Farbstoffe nicht aufnehmen. Der Sekretionsvorgang, d. h. die Weise in der das fertig gebildete flüssige Sekret die Zellen verlässt, ist dagegen bei den beiden Zellarten verschieden, insofern es bei den Belegzellen schon in den Körpern in Form von Korbkapillaren

entsteht, während es bei den Hauptzellen direkt in das Lumen resp. die Quergänge hinausgestossen wird.

Besonderen Wert gewinnen die Untersuchungen E. Müllers (98) auch dadurch, dass es demselben gelungen ist, auch für die Belegzellen die Resultate der Golgimethode mit denen der Färbungsmethoden (Eisenhämatoxylin-Rubinfärbung nach M. Heidenhain nach vorausgehender Formol-Bichromatbehandlung) in Übereinstimmung zu bringen und also auch vermittelst Färbung nachzuweisen, dass die Belegzellen wirklich intracellular belegene Sekretkapillaren besitzen.

Kolossow (98) findet, dass der centrale Teil der Belegzellen (nach seiner Behandlungsweise) von Körnchen freibleibt. Die Volumvergrösserung der Belegzellen während der Thätigkeit der Drüsen kommt ausschliesslich durch Zunahme ihres centralen homogenen Teiles zustande, die peripherische körnige Zone wird dagegen dabei bedeutend schmäler, indem die Zahl der Körnchen sich vermindert. Die durch die Silbermethode dargestellten Sekretkapillaren auf oder innerhalb der Belegzellen fasst er als Spalträumen entsprechend auf, welche durch eine durch die Einwirkung der Reagentien verursachte Schrumpfung entstanden sind.

Halshauptzellen und Grundhauptzellen. — Dass die Hauptzellen des Drüsengrundes von denen des Drüsenhalses Unterschiede zeigen, ist schon in der älteren Litteratur so z. B. von R. Heidenhain erwähnt. Bizzozero hat 1892 (vergl. pag. 423 meines Lehrbuches I.) diese Unterschiede für den Hund näher dahin präcisiert, dass die Hauptzellen allmählich kleiner werden mit hellerem Protoplasma und mit einem stark an die Basis gedrängten Kern. Ich habe dann solche Unterschiede stets prägnant gefunden beim Igel und Dachs. Über den Dachs äusserte ich mich (auf pag. 441 meines Lehrbuches I.) folgendermassen: „An den Hauptzellen kann man jedoch zwei Arten unterscheiden. Die eine Art, welche etwa das mittlere Drittel der Drüsen einnehmen, sind grosse, helle Zellen, welche einen wandständigen Kern besitzen; letzterer zeigt die in den sogenannten Schleimzellen häufig beobachtete Halbmondform. Die andere Art nimmt den unteren Teil des Drüsenschlauches ein, dort, wo die Belegzellen seltener werden etc.“ Für den Igel erwähnte ich (pag. 451 f. meines Lehrbuches I.) dass die Hauptzellen des Drüsenhalses grosse Unterschiede von den Hauptzellen des Drüsengrundes zeigen. Erstere sind hell, sehr wenig Protoplasma enthaltend, das sich (Sublimatpräparat) etwas mit Eosin und fast nicht mit Hämatoxylin färbt, während letztere mehr sich mit Hämatoxylin färbendes Protoplasma enthalten. Ich fuhr dann fort: „Vergleiche ich diese Beobachtungen mit meinen ähnlichen Befunden beim Dachs (auch bei Manis javanica) und ziehe dann die Präparate von anderen Säugern

zu Rate, so will es mir scheinen, als liessen sich derartige Unterschiede überall, wenn auch wenig stark ausgesprochen, erkennen. Ich empfehle den Igel (da er leicht zu bekommen ist) am meisten für die Nachprüfung, wenn auch der Dachs prägnantere Bilder liefert." Ich hebe diese Stellen deshalb noch einmal hervor, da Zimmermann (98), wie er mitteilt, dieselben in meinem Buche nicht finden konnte und ich fürchte, es könnte anderen auch so gehen. Zimmermann fand nun, ohne meine Befunde und die früherer Autoren zu kennen, ähnliche Bilder beim Pferd und beim Menschen (letzteres war mir von besonderem Wert, da ich darüber selbst keine Präparate besitze); so konstatiert er vor allem die Halbmondform resp. abgeplattete Form der Kerne, den hellen, mit einem sehr feinen spärlichen Gerüstwerk durchsetzten Zellleib, die Ähnlichkeit der Zellen mit den sogenannten Schleimzellen. Zimmermann erklärt die beschriebenen Zellen für Schleimzellen. Letzteres habe ich nicht gethan aus Gründen, die jedem einleuchten werden, der meine Arbeiten in den letzten Jahren verfolgt hat. Ich wollte es vermeiden, die Kategorie der Schleimzellen, in welchen so viele unverstandene Zellen zusammengeworfen werden, noch um eine weitere zu vermehren. Wenn es Zimmermann gelänge, die hochgelegenen Hauptzellen in „Schleimzellen" umzutaufen, so würden wir Gefahr laufen, dass gewisse Forscher morgen diejenigen Resultate, welche sie an anderen sog. „Schleimzellen" so z. B. den Becherzellen des Darmes gemacht haben, ohne weiteres auf die Hauptzellen des Magens übertragen und die Verwirrung würde kein Ende nehmen.

Diejenigen Teile der Fundusdrüsen, in denen unsere eigentümliche Hauptzellenart vorkommt, nennt Zimmermann „Schaltstücke". Da wir aber schon zwei Schaltstücke (im Sinne Rolletts) besitzen, so scheint es mir nicht zweckmässig, diesem Namen noch eine dritte Bedeutung zu unterlegen. Vielleicht liesse sich eher daran denken und dies möchte ich vorschlagen, die beiden Arten von Hauptzellen nach ihrer Lage im Drüsenhals resp. Drüsengrund als „Halshauptzellen" und „Grundhauptzellen" zu unterscheiden.

Noch habe ich hervorzuheben, dass Zimmermann jede Andeutung von Übergängen von Halshauptzellen in Grundhauptzellen vermisst, sodass also hier ein Wandern im Sinne Bizzozeros von vornherein ausgeschlossen erscheint.

Auch Bensley (98), dem meine Angaben sowie die früheren von Bizzozero nicht unbekannt blieben, hat die beiden Arten von Hauptzellen eingehend bei Katze und Hund untersucht. Bei diesen Tieren findet Bensley in den Fundusdrüsen zwei Arten von Hauptzellen, diejenigen des Körpers und diejenigen des Halses der Drüse. Die ersteren

sind bei der Fermentbildung beteiligt und durch den Besitz einer grossen Anzahl von Zymogenkörnchen charakterisiert, welche eine gekörnte Innenzone bilden, während die Aussenzone eine fibrilläre Struktur zeigt. Diese Aussenzone enthält eine Art Chromatin, welches in genetischer Beziehung zum Zymogen stehen und daher Prozymogen genannt werden mag. Die Halshauptzellen und die Pylorusdrüsenzellen bei Katze und Hund betrachtet Bensley als Zellen ein und derselben Natur aus folgenden Gründen. Halshauptzellen und Pylorusdrüsenzellen enthalten niemals Zymogenkörnchen, und Prozymogen findet sich nur in Spuren. Beide bilden und secernieren eine Substanz, welche sich intensiv mit Bordeaux R, Indulin und Mayers mucinfärbendem Muchämatein färben und welche sich mit Thionin ebenso verhält wie Mucin. Die Halshauptzellen der Fundusdrüsen und die Pylorusdrüsenzellen bei Katze und Hund sind die physiologischen und morphologischen Homologa der Halszellen in den Fundusdrüsen und der Pylorusdrüsenzellen des Frosches, mit welchen sie in Lage, Struktur, funktionellen Veränderungen und Tinktion übereinstimmen. Die Zellen des untersten Teiles der Magengrübchen stellen nach Bensley einen intermediären Typus zwischen dem Oberflächenepithel und den schleimbildenden Halshauptzellen und Pylorusdrüsenzellen dar und bilden den fundamentalen Typus, auf welchen der Ursprung beider zurückgeführt werden muss und aus welchem sie sich beide im Sinne der Wandertheorie Bizzozeros ersetzen würden, doch giebt Bensley zu, dass sich Halshauptzellen und Pylorusdrüsenzellen auch durch Teilung aus sich selbst ersetzen. Mucinbildende Halshauptzellen finden sich in den Fundusdrüsen von Mink, Kaninchen, Maus, Ratte, Eichhörnchen, Arctomys, Tamias striata, Schwein und Schaf. Die Beziehung, welche zwischen diesen und den Pylorusdrüsen einerseits und den Kardiadrüsen andererseits bestehen, verspricht Bensley in einer weiteren Schrift abzuhandeln. Bei den von Bensley untersuchten Tieren sind die Verhältnisse jedoch vielleicht nicht so deutlich wie ich sie bei Igel und Dachs fand. Vor allem zeichnet Bensley in den Halshauptzellen nirgends die Kerne als wandständige (halbmondförmig), wie ich und Zimmermann dies sahen. Bensley ist der Ansicht, dass Pylorusdrüsen und Kardiadrüsen verschiedener Tiere einander sehr nahe stehen und dass die verschiedenen Zellarten nur das Resultat der Differenzierung aus einem einzigen primitiven Typus sind.

Als Bensley seine Theorie aufstellte, kannte er meine Theorie, nach der die Halszellen der Niederen den Hauptzellen der Säuger, die Grundzellen der Niederen den Belegzellen der Säuger entsprechen. Um

meine Anschauungen mit denen Bensley vergleichen zu können, fasse ich letztere noch einmal kurz zusammen.

Bensley betrachtet Halshauptzellen und Pylorusdrüsenzellen bei Katze und Hund als Zellen ein und derselben Natur. Beide wieder sind die physiologischen und morphologischen Homologa der Halszellen und der Pylorusdrüsenzellen des Frosches. Ferner stehen Pylorusdrüsen und Kardiadrüsen verschiedener Tiere einander sehr nahe und die verschiedenen Zellarten sind nur das Resultat der Differenzierung aus einem einzigen primitiven Typus.

Nach Zimmermann dagegen stimmen die Pylorusdrüsenzellen zwar mit den Brunnerschen Drüsenzellen überein, jedoch nicht mit den Halshauptzellen oder Grundhauptzellen. Er steht also meinen Anschauungen näher als Bensley, was durch das verschiedene Material auf welchem beide Autoren gründen, bedingt sein mag.

Nach meiner Ansicht müssen wir, wenn wir in dieser Sache die richtige Lösung finden wollen, zunächst zwischen zwei Fragen scharf unterscheiden. Die erste Frage lautet:

Stimmen die verschiedenen Drüsenzellarten (Kardiadrüsenzellen, Halshauptzellen, Grundhauptzellen, Halszellen, Belegzellen, Grundzellen, Pylorusdrüsenzellen) oder einzelne derselben, so wie sie sich uns heute bei den verschiedenen Tieren darstellen, morphologisch und physiologisch überein, welche sind in dieser Hinsicht untereinander gleichwertig und welche Unterschiede zeigen die übrigen?

Die zweite Frage lautet:

Stammen dieselben Drüsenzellarten von einem oder mehreren gemeinschaftlichen Typen ab, oder ist jede für sich entstanden?

Beide Fragen sind von einander ganz unabhängig und es birgt nicht etwa die Lösung der einen Frage auch die der anderen in sich. Wenn wir also irgendwo (wie Bensley für einige dieser Zellarten bei bestimmten Tieren heute annimmt) eine morphologische und physiologische Gleichwertigkeit konstatieren, so ist dadurch eine gemeinschaftliche Abstammung nicht bedingt, ebensowenig wie Drüsenzellen von gemeinschaftlicher Abstammung immer gleich bleiben müssen.

Die erste der beiden oben aufgestellten Fragen wird viel leichter und rascher zu lösen sein als die zweite und es ist daher die nächste Pflicht der Forschung an den Magendrüsen, erstere Frage in Angriff zu nehmen und vor allem sich nicht mit dem zu beruhigen was wir durch Bensley von Katze, Hund und Frosch wissen, sondern zu sehen, wie sich andere Tiere verhalten. Die Anfänge sind von Bensley, Zimmermann und den anderen zahlreichen in meinem Lehrbuch I. genannten früheren

Autoren gemacht, mögen bald andere nachfolgen. Es wäre hier für die sogenannten „Zellenforscher" ein dankbares Feld zu bearbeiten. Es wäre sehr zu wünschen, dass sich eine Anzahl solcher Forscher entschliessen würde, jeder auch nur ein einziges Tier zu bearbeiten und scharf die Unterschiede zu präcisieren, welche zwischen Kardiadrüsenzelle, Halshauptzelle, Grundhauptzelle, Pylorusdrüsenzelle bei einem und demselben Tiere besteht, und diese Unterschiede in Wort und Bild darzustellen. Auf einer solchen Basis könnte man dann weiterbauen.

Merkwürdig ist, dass E. Müller (98) bei seiner eingehenden Beschreibung der Hauptzellen gar nichts von den Unterschieden zwischen Halshauptzellen und Grundhauptzellen erwähnt. Es wäre doch interessant zu wissen, ob dieser Forscher, der in den Speicheldrüsen die Körnchen in Schleim- und serösen Zellen so scharf zu unterscheiden verstand, die Körnchen der Halshauptzellen, Schleimzellenkörnchen oder Grundhauptzellenkörnchen ähnlicher fand und wie er überhaupt diese nun schon von so zahlreichen Forschern beschriebene als eigenartig anerkannte Drüsenzellenart auffasst.

Grosse Magendrüsen. — Die sogenannten „grossen Magendrüsen" kommen bekanntlich nur wenigen Säugetieren zu, so dem Biber (Castor fiber), einigen Beuteltieren (Phascolomys wombat und Phascolarctus cinereus), unter den Edentaten Manis; auch ähnliche Bildungen bei Myoxus avellanarius und Manatus australis pflegen mit mehr oder weniger Recht bei vergleichenden Betrachtungen mit herangezogen zu werden. Ich bin die grosse Magendrüse betreffend, in meinen Untersuchungen über den Magen niederer Säugetiere und im ersten Teil meines Lehrbuches (vergl. diese Ergebnisse Band 7, pag. 67 unten, pag. 68 und pag. 70—71) zum Resultat gekommen, dass es sich hier nicht um eine Drüse im histologischen Sinne, vielmehr um ein von drüsentragender Magenschleimhaut ausgekleidetes Höhlensystem handelt. Ferner habe ich noch nachgewiesen, dass sich die grosse Magendrüse von Manis javanica von der der Beuteltiere und des Bibers nicht nur durch ihre Lage (bei Manis an der grossen, bei den anderen genannten Tieren an der kleinen Kurvatur) sondern auch in ihrer Bedeutung unterscheidet, indem es sich bei Manis um ein Zurückweichen der drüsentragenden Schleimhaut von der Magenoberfläche, welche hier geschichtetes Pflasterepithel trägt und drüsenarm ist, also um eine regressive Bildung, bei den beiden Beuteltieren dagegen (und bei dem Biber nach Toepfer) um eine Oberflächenvermehrung der drüsenreichen Magenschleimhaut, also um eine progressive Bildung handelt.

Johnstone (99) hat nun den Magen von Phascolomys und Phascolarctus in dieser Hinsicht untersucht und kommt gleichfalls zur Ansicht,

dass es sich in der grossen Magendrüse bei diesen Tieren nicht um eine Magendrüse im eigentlichen Sinne sondern um eine vollständige Ausstülpung der drüsentragenden Magenschleimhaut handelt. Johnstones Untersuchungen bestätigen einmal meine Ansicht, dass die die grosse Magendrüse von Phascolarctus auskleidende Schleimhaut der Fundusdrüsenregion angehört und er bildet die mehrfach verzweigten belegzellhaltigen Drüsen aus dieser Schleimhaut ab. Von besonderem Werte ist aber die Arbeit Johnstones auch deshalb, weil er entsprechende Verhältnisse im Magen von Phascolomys (die grosse Magendrüse dieses Tieres war bisher noch nicht mikroskopisch untersucht) nachweist.

Magenmuskulatur. — Nach Birmingham (98c und d) besteht die Muskelschicht des Magens aus drei unvollständigen Blättern, einem äusseren, einem mittleren und einem inneren. Das äussere Blatt besteht wie gewöhnlich beschrieben wird, aus Längsfasern, welche mit denen des Ösophagus zusammenhängen; es ist am deutlichsten an der kleinen Kurvatur bei ausgespanntem Magen, auch deutlich an der grossen Kurvatur und nahe dem Pylorus, aber in den anderen Teilen durch ein dünnes Blatt dargestellt, dessen Fasern an den beiden Oberflächen unter der Kardia unregelmässig sind. Das mittlere Blatt besteht aus ringförmigen und schrägen Fasern: die ersteren, welche zahlreicher sind, finden sich in Form von Ringen, welche den Magen vom Sphincter pylori an, den sie bilden, bis zur Kardia umgeben. Jenseits davon setzt sich das Blatt auf eine kurze Strecke in Form von schrägen Fasern, welche radienförmig von der rechten Seite der Ösophagealöffnung oben nach abwärts und links an den beiden Magenoberflächen ausstrahlen. Diese Fasern, mehr und mehr schräg werdend, setzen sich oben in die oberflächliche Ringschicht des oberen Ösophagusendes fort. Die Fasern dieser Schicht umfassen nicht, wie gewöhnlich beschrieben wird, das weite Ende des Magens mit einer Reihe von Ringen; diese Ringe gehören zum nächsten Blatt. Das innere Blatt wird ähnlich, wie das mittlere, von ringförmigen und schrägen Fasern gebildet; aber während die schrägen Fasern im mittleren Blatt nur wenig entwickelt sind, bilden sie einen wichtigen Teil des inneren Blattes. Beginnend als eine Reihe von Kreisen am Gipfel des Fundus, dehnt es sich in der Form eines Blattes von Ringen aus, welche im rechten Winkel zur Achse des Magens soweit wie die Kardia angeordnet sind. Jenseits dieser setzt es sich in einer Anzahl von Fasern fort — den wohlbekannten schrägen Muskelfasern des Magens — welche von der linken Seite der Ösophagealöffnung ausstrahlen nach abwärts und rechts auf beiden Magenoberflächen, einige von ihnen reichen meist soweit wie das Antrum pylori. Diese Fasern endigen, indem sie sich plötzlich gegen die

grosse Kurvatur wenden und in die Ringfasern des mittleren Blattes übergehen. Die höchsten dieser schrägen Fasern gehen oben in die tiefe Ringschicht des Ösophagus über. — Die Anordnung der Muskulatur und besonders der Muscularis mucosae im Wiederkäuermagen (Rind) hat Barpi (99) eingehend beschrieben.

Der Cetaceenmagen. — Es ist schon von mehreren Autoren erkannt worden, dass der Cetaceenmagen, trotz seiner wechselnden äusseren Form und seinen oft so zahlreichen Abteilungen doch einen im ganzen einheitlichen Bau zeigt, der gestattet, ihn auf das für die Säugetiere allgemein typische Verhalten zurückzuführen. Überall kommt eine grosse Magenabteilung vor, welches der Fundusdrüsenregion entspricht, derselben folgt eine stets (oft mehrfach) wieder geteilte Pylorusdrüsenregion. Ausserdem besteht bei der Mehrzahl der Cetaceen eine Schlundabteilung. Diese Einteilung des Magens in Regionen, für welche der Bau der Magenwand allein massgebend ist, stimmt durchaus nicht überall mit der makroskopischen Gliederung des Magens überein. Ein gutes Beispiel hierfür ist das Verhalten des Magens vom Narwal (Monodon monoceros). Hier greift die die zweite Magenabteilung bildende Fundusdrüsenregion noch eine Strecke in den dritten Magen hinein, der im übrigen der Pylorusdrüsenregion angehört (während bei Delphiniden der ganze dritte Magen letzterer Region zuzurechnen ist). Ich habe dieses Beispiel, welches ich Woodhead und Gray (90) entnehme, gerade deshalb hier hervorgehoben, weil die neuere Arbeit dieser Autoren in meinem Lehrbuche (I. Teil) nicht erwähnt ist.

Schwieriger war die Frage zu lösen, wie die verschiedenen Formen, in welchen diese Magenabteilungen auftreten, entstanden sind und wie sich diese verschiedenen Formen aufeinander beziehen lassen. Das vergangene Jahr hat hierin eine vollständige Umwälzung der früheren Anschauungen gebracht. Weber hatte, von dem richtigen Gedanken ausgehend, dass das ursprüngliche Vertebratenschema Fundusdrüsenregion und Pylorusdrüsenregion darstelle, als den primitivsten Cetaceenmagen den der Ziphioiden gedeutet. Ausgangspunkt wäre ein Magen, wie ihn die Pinnipedier zeigen. Hier sind nur diese beiden Abteilungen vorhanden, und weitere Teilungen der Pars pylorica bei den Ziphioiden waren leicht als durch Faltenbildung entstanden zu denken. Die weiteren Cetaceenmagen wurden durch das Hinzukommen einer sich immer mehr entwickelnden und so eine eigene erste Magenabteilung bildende Schlundregion entstanden gedacht. Diese Anschauung schien ganz plausibel und so habe ich dieselbe in mein Lehrbuch (I. Teil) aufgenommen. Da machte Jungklaus (98) den Fund, dass beim Hyperoodonembryo (Ziphioid) ein Rudiment des ersten ösophagealen

Magens also der Schlundabteilung der übrigen Cetaceen vorkommt. Er zieht daraus den Schluss, dass es sich im Ziphioidenmagen nicht um eine primitive Bildung handelt, dass hier vielmehr ein veränderter Delphinidenmagen vorliegt, dessen Schlundabteilung verloren gegangen ist. Ferner macht derselbe darauf aufmerksam, dass der von Weber in seiner Entwickelungsreihe nicht berücksichtigte Mystacocoetenmagen (Balaenoptera) weniger von dem gewöhnlichen Verhalten des Säugetiermagens abweicht, als der Odontocoetenmagen. Wenn auch Balaenoptera eine Schlundabteilung des Magens zukommt, so bezieht sich dies doch auf die Weite des Ösophagus, Schärfe der Abschnürungen der einzelnen Abteilungen, das Grössenverhältnis zwischen erstem und zweitem Magen u. a. Es ist also die Webersche Reihe heute nicht mehr haltbar.

Nichtsdestoweniger wird es künftiger Forschung Aufgabe sein, den Cetaceenmagen auf eine nur aus Fundusdrüsenregion und Pylorusdrüsenregion bestehende, der Schlundabteilung entbehrende primitive Form zurückzuführen, da ein solcher Typus der ursprüngliche für alle Säugetiere ist. Ein Anschluss des Cetaceenmagens an eine mit Schlundabteilung versehene Säugergruppe scheint umso schwieriger, da (vergl. den letzten Band dieser Ergebnisse, pag. 67 und 69) die Schlundabteilung des Cetaceenmagens eine einbezogene ösophageale Dilatation ist, während bei allen anderen Säugetieren, die bis jetzt darauf untersucht sind (Monotremen, Wiederkäuer), die Schlundabteilung eine umgewandelte Magenabteilung darstellt.

Noch habe ich hier zu berichten über die Untersuchungen von Cattaneo (98) am Magen vom erwachsenen Delphinus tursio und vom 20 cm langen Fötus von Delphinus delphis. — In der Schlundabteilung des Magens von Delphinus tursio beschreibt Cattaneo schon von Rapp erwähnte eigentümliche Bildungen genauer als rundliche Hohlräume mit einem Ausführgang. Diese Höhlen werden von Epithel ausgekleidet und sind demnach als Drüsen anzusprechen, sie finden sich in der ganzen Ausdehnung der Schlundabteilung des Magens zerstreut. In der zweiten Magenabteilung erreichen die Drüsen eine Länge von 2 mm und enthalten, wie dies bei anderen Cetaceen bekannt ist, Haupt- und Belegzellen. Die Drüsen der dritten und vierten Magenabteilung sind 1 mm lang, gewunden und enthalten nur eine Zellart. — Im Magen des 20 cm langen Fötus von Delphinus delphis zeigte das Epithel der ersten Magenabteilung noch nicht die für das erwachsene Tier charakteristische Hornschicht, doch war geschichtetes Epithel vorhanden. Es findet sich hier schon die durch die Untersuchungen von Cattaneo, Jungklaus u. a. bekannte schräge Falte (Diaphragma) im unteren Drittel der Schlundabteilung des Magens ent-

wickelt. Cattaneo glaubt, dass dieselbe nicht, wie Jungklaus annimmt, ein Residuum sein kann der Scheidewand zwischen dem ösophagealen Bulbus, aus dem der erste Magen sich bildet, und dem Divertikel, das von diesem Bulbus ventral- und distalwärts ausgestülpt wird. In der zweiten Magenabteilung sind die Fundusdrüsen kaum 1/2 mm lang, Haupt- und Belegzellen liessen sich noch nicht unterscheiden. Sie unterscheiden sich wenig von den Drüsen der dritten und vierten Magenabteilung, doch sind hier die Drüsen um die Hälfte kürzer.

Modell des Wiederkäuermagens. — Ellenberger (98) verdanken wir ein Modell des Wiederkäuermagens, welches alle vier Wiederkäuermägen berücksichtigt und vor allem den so schwer zu verstehenden und zu beschreibenden Verlauf der Schlundrinne klar erkennen lässt. Über den Bau der Schlundrinne vergleiche auch die oben citierte Arbeit von Barpi (99).

Darm.

Darmepithel. — Während ich in meinem letzten Berichte immer noch Autoren zu verzeichnen hatte, welche nicht in der Lage waren, zwischen Oberflächenepithel des Magens und den Becherzellen des Darmes zu unterscheiden, ist dies erfreulicherweise in diesem Jahre nicht mehr nötig geworden. Ja es ist der Gedanke, dass die Epithelzellen des Magens nicht mit den Becherzellen zusammengeworfen werden dürfen, dass sie vielmehr Gebilde „sui generis“ und nur in gewissem Grade mit den Darmepithelien verwandt seien, heute so in den Geist der Zeit eingedrungen, dass Brühl (98) diesen Gedanken als ein wesentliches Moment für die Einteilung der von ihm untersuchten Epithelien zu Grunde legt. Zunächst giebt dieser Autor eine historisch-kritische Darstellung der Befunde an den Becherzellen von ihrer Entdeckung durch Henle im Jahre 1837 bis zu dem Zeitpunkt, zu welchem die Becherzellen durch F. E. Schulzes grundlegende Arbeit als wohldefiniertes Element in die Gewebelehre eingeführt und denselben Bürgerrechte in der Histologie zuerkannt wurden. Die Arbeit Brühls zeichnet sich von der vor Jahren gegebenen dasselbe Thema behandelnden Darstellung Eimers durch Neugruppierung der Thatsachen namentlich auch durch grössere Berücksichtigung der Arbeiten von F. E. Schulze aus. Die Besprechung ist umfassend und ebenso das Litteraturverzeichnis.

Der im 6. Bande dieser Ergebnisse von mir aufgestellten Forderung, zunächst einmal die Cylinderzelle des Darmes mit allen möglichen Methoden und mit den schärfsten Vergrösserungen in Angriff zu nehmen, sind M. Heidenhain (99a und b) und Zimmermann (98) nachgekommen.

Nach M. Heidenhain (99a und b) ist die Darmepithelzelle ein bilateral symmetrisch gebauter Organismus, welcher im Sagittal- und Frontalschnitt, in der Ansicht von der „Bauch-" und „Rückenseite" her ganz gewöhnlich sehr verschiedene Bilder liefert. Bezüglich der eingehenden Beschreibung der Anordnung der Fasersysteme in der Darmepithelzelle, auf welche M. Heidenhain seine Anschauung besonders begründet, verweise ich auf die Originalarbeit (M. Heidenhain 99b) und die dort gegebenen Abbildungen.

Ausserdem weist M. Heidenhain in den Darmepithelzellen Bildungen nach, welche mit den von Solger beschriebenen Basalfilamenten in den serösen Drüsen übereinstimmen, wenn auch in Folge der Lageverschiedenheit dieser Bildung der Namen Basalfilamente für die Darmepithelzelle nicht passt. Diese rätselhaften Körper gehören dem Flemmingschen Filarsystem an, ihre physiologische Bedeutung blieb M. Heidenhain unbekannt.

Zimmermann (98) beschreibt im Darmepithel des Menschen (Hingerichteter) Centralkörper. Diesselben liegen ganz regelmässig in der Form des typischen Diplosomas dicht unter der Cuticula; ohne sie jedoch direkt zu berühren und zwar gewöhnlich innerhalb eines minimalen, etwas helleren Feldes. Ferner beschreibt Zimmermann an den gewöhnlichen Epithelzellen der Krypten nahe deren Mündung und hier und da auch an den Zellen der Oberfläche einen mehr oder weniger dichten Besatz von cilienartigen Fäden, welche ungefähr die Länge von Flimmerhaaren besitzen. Er sieht in denselben feine Pseudopodien, welche von den Epithelzellen zwischen den Stäbchen der Cuticula hindurch ausgestreckt worden sind, um Nahrung aufzunehmen. Das Mikrocentrum soll nun deshalb so nahe der freien Oberfläche zu finden sein, weil sich hier motorische Vorgänge abspielen und das Diplosoma seiner Aufgabe um so besser gerecht werden kann, je näher es dieser Stelle liegt. In den Becherzellen liegt der (meist einzige) Centralkörper in der Mitte der gesamten Schleimanhäufung im Zellleib. Daraus geht hervor, dass die Schleimanhäufung von einem feinen Protoplasmagerüst durchsetzt wird.

Thätigkeit der Darmepithelzelle bei der Resorption (besonders der Fette). Flemming (98a, vergl. auch 98b) ist schon zu Ende der 60er Jahre auf Grund der Untersuchung der Cuticulae von Wirbellosen und wasserlebenden Wirbeltieren zu dem Ergebnis gelangt, dass dieselben sehr vielfach gestrichelt sind, und zwar an Stellen, wo an eine Resorption von irgend Etwas absolut nicht zu denken ist, z. B. an den Fühlern der Landschnecken. Demnach hatte Flemming schon 1870 begründeten Zweifel, ob die Strichelung des Randsaumes der Darmcylinder

wirklich auf durchgehenden Poren beruhte, und ob diese die Wege für Emulsionströpfchen des Nahrungsfettes abgäben. An den Fettzellen des Bindegewebes wies alles darauf hin, dass die Bestandteile des Fettes in Form löslicher Verbindungen in die Zelle gelangen und in derselben, durch chemische Thätigkeit ihres Leibes, zu Fett gemacht würden, und dass es sich bei der Atrophie ebenso verhalte: dass das Fett unter chemischer Spaltung in lösliche Form gebracht werde und in dieser aus der Zelle hinaustranssudiere. Auch Toldt kam in Bezug auf die Chemie des Fettansatzes und der Fettatrophie zu den gleichen Resultaten wie Flemming. Wie bei den Fettzellen des Bindegewebes verhält es sich auch mit der Resorption des Nahrungsfettes. Auch der in jener Zeit von Eimer beobachtete Umstand, dass der Cuticularsaum selbst nie Fetttröpfchen enthält, sprach (obgleich Eimer damals ein Anhänger der Resorption von Fetttröpfchen durch präformierte offene Wege im Cuticularsaum war), schon damals für die Anschauung Flemmings. Flemming publizierte jedoch zu jener Zeit seine Anschauung nicht, in der Besorgnis auf eine Flut von Widerspruch zu stossen, da damals bei den Physiologen der Glaube an eine Fettresorption durch Poren des Cuticularsaumes fest eingewurzelt war.

Es ist bekannt, dass die Art, in welcher das Fett von der Darmepithelzelle aufgenommen wird, inzwischen eine der viel umstrittensten Fragen der mikroskopischen Anatomie und Mikrophysiologie geworden ist. Ich brauche auf die immense Litteratur umsoweniger einzugehen, als ich dieselbe kürzlich (vergl. in meinem Lehrbuch, II. Teil, das Kapitel: Physiologisches) in extenso dargestellt habe. Neuerdings aber hat sich immer mehr die Anschauung Bahn gebrochen, dass die Fette nicht in Form von Emulsion als Fettkügelchen aufgenommen werden, sondern dass sie erst in in Wasser lösliche Verbindungen umgesetzt werden, welche dann von der Epithelzelle aufgenommen werden und sich innerhalb derselben von neuem wieder zu Fett verbinden. (Vergl. das genannte Lehrbuch pag. 506—507 und 518—519.) Weshalb sich noch nicht alle Forscher dieser Anschauung zuneigten, lag wohl in erster Linie daran, dass man keine genügende Vorstellung darüber besass, in welcher Art und Weise die Spaltung des Fettes erfolgt. Mir steht es nicht zu, zu entscheiden, welcher von den von den Physiologen herangezogenen Faktoren (so z. B. die Einwirkung bestimmter im Pankreassaft und in der Galle enthaltenden Bestandteile) hierbei die erste Rolle spielt. Eines aber scheint mir festzustehen (worauf ich schon in diesen Ergebnissen vor zwei Jahren und besonders in meinem Lehrbuch II, pag. 497 f. hingewiesen habe), dass die Darmepithelzelle selbst bei diesen Umsetzungen eine grössere Rolle spielt, als bisher angenommen wurde.

Nach meiner Ansicht muss die Darmepithelzelle allein (ohne Hinzukommen eines von einer grösseren Drüse gelieferten Saftes, so sehr auch solche Säfte den Vorgang befördern und beschleunigen mögen) imstande sein, Fett so chemisch umzusetzen, dass eine Aufnahme desselben möglich ist. Von hohem Werte für die Beweisführung, dass nicht nur ein Teil des Fettes, sondern alles Fett vor der Aufnahme gespalten werden muss, ist ein neuer Versuch von Biedermann. Derselbe verrieb alkannisiertes Fett (welches eine dunkelrote Farbe besitzt) mit der Nahrung und brachte es in den Darm von Mehlwürmern. Das Fett, das sich nachher in den Cylinderepithelien fand, war nicht rot, sondern weiss. Es weist dies offenbar darauf hin, dass das Fett vor seiner Aufnahme in seine Konstituentien zerlegt wurde und sich erst in den Cylinderzellen wieder zusammensetzte.

Auch Connstein (99) findet: Aus der Thatsache, dass ein bei 40 bis 42° schmelzendes, leicht emulgierbares, aber nur schwer spaltbares Fett im Darm eines Tieres so gut wie gar nicht resorbiert wird, lässt sich der Schluss ziehen, dass bei der Resorption der Nahrungsfette vorwiegend deren Spaltbarkeit und nur, wenn überhaupt, als adjuvierender Umstand deren Emulgierbarkeit in Betracht kommt.

Durch den Versuch von Biedermann betrachtete auch Flemming (98a) die Frage für entschieden und zauderte daher nicht länger, sich zu der Anschauung zu bekennen, welche er schon lange als Hypothese in sich getragen hat. Im Lager der zahlreichen Vertreter dieser Anschauung wird Flemming jedenfalls freudig begrüsst werden. Auch mancher Forscher, der noch an der veralteten Theorie der korpuskulären Aufnahme des Fettes hängt, wird sich durch die vorgebrachten Faktoren, nicht zum mindesten durch die Erklärung Flemmings bewegen lassen, der modernen Anschauung über die Aufnahme des Fettes beizutreten.

Wenn wir somit in der nun auch von Flemming öffentlich vertretenen Lehre eine gesicherte Thatsache sehen wollen, so tauchen sofort zahlreiche weitere Fragen auf. Wir wissen nun wie das Fett in die Darmepithelzelle hineinkommt, wie kommt es aber aus derselben wieder heraus? In welcher Form wird es von der Epithelzelle weiter gegeben? Wäre es nicht das naheliegendste, daran zu denken, dass wenigstens ein grosser Teil des Fettes in derselben Form, in welcher es von der Darmepithelzelle aufgenommen, auch wieder weiter gegeben wird? Würden dann, wenn diese Frage bejaht werden könnte, alle die Ablagerungen von Fett, die bekannten Fetttröpfchen, welche in der Darmepithelzelle (und in allen Geweben des Darmes, die Muskulatur vielleicht allein ausgenommen) bei der Fettresorption auftreten, nicht eine ganz andere dem eigentlichen

Wesen der Resorption mehr fernstehende Bedeutung erhalten? Könnte es sich dabei um einen der Aufspeicherung von Fett in anderen Organen (z. B. in der Amphibienleberzelle oder in der Fettzelle des Bindegewebes) ähnlichen vielleicht periodisch rascher ablaufenden Vorgang handeln? Diese wenigen Fragen sind wohl schon mehr, als die nächsten Jahre werden beantworten können. Vielleicht kann es zu einer rascheren Beantwortung einiger dieser Fragen beitragen, wenn ich darauf hinweise, dass es eine sehr wenig ökonomische Einrichtung wäre, wollte man der Darmepithelzelle die doppelte Arbeitsleistung zumuten, bei jedem Resorptionsakt erst sämtliche Spaltungsprodukte des Fettes nach der Aufnahme im Zellleib zu Fett umzuwandeln, um sie dann vor dem Verlassen der Zelle von neuem zu zerlegen. Denn dass die Darmepithelzelle, die aus den aufgenommenen Produkten gebildeten Fetttröpfchen an ihrer Unterseite (oder wie Ranvier will, an ihrer Seitenfläche in den Intercellularraum) in Tröpfchenform, also korpuskulär entleert, erscheint mir zum mindesten ebenso wenig wahrscheinlich, als es heute die korpuskuläre Aufnahme des Fettes durch den Randsaum der freien Oberfläche dieser Zelle geworden ist.

Wie viel schwieriger die Beantwortung dieser Frage für die Wirbeltiere, denn für die Wirbellosen sein wird, möge aus zwei Untersuchungsergebnissen erhellen, mit denen ich diesen Abschnitt schliesse. Biedermann findet, dass das Darmsekret im Mitteldarm des Mehlwurmes (das Hinzukommen anderer Drüsensekrete ist hier ausgeschlossen) zu den enzymreichsten gehört (zerlegt Eiweiss und Fette), die bisher überhaupt bekannt geworden sind. Für das Ferment der Dünndarmschleimhaut des Hundes dagegen musste Krüger (98) bekennen, dass es keine zerlegende Wirkung auf Eiweiss und Fette ausübt.

Trotz aller dieser Schwierigkeiten kann ich mich der subjektiven Meinung nicht entschlagen, dass auch bei Wirbeltieren der Darmepithelzelle selbst eine hervorragende Thätigkeit bei der der Aufnahme vorhergehenden Zerlegung des Fettes zukommt und ich zweifle nicht, dass die mikroskopierende Physiologie den Beweis hierfür erbringen wird.

Lieberkühnsche Drüsen. — Bezüglich der Panethschen Körnchenzellen kam ich in meinem Lehrbuch II, pag. 327 gegen Bizzozero zum Schluss, „dass die von verschiedenen Forschern, bei verschiedenen Tieren beschriebenen eigenartigen, oft körnchenhaltigen Zellen im Grunde der Lieberkühnschen Drüsen zum grossen Teil nicht Jugendformen der höher oben in den Drüsen gelegenen Zellformen, sondern eigentliche Drüsenzellen sind, deren Aufgabe es ist, den Darmsaft zu bilden.“ Beim Menschen war die Färbung der Körnchen den Autoren bisher nicht gelungen. Besseren Erfolg hatte darin Zimmermann (98) und zwar so-

wohl mit Eosin wie mit Hämatoxylin. Er beschreibt die Hämatoxylinpräparate folgendermassen: Die Zellen finden sich ausschliesslich und regelmässig am Grunde der Krypten des Dünndarms und zwar im Duodenum nicht in allen Schläuchen, im Ileum dagegen ausnahmslos (also ähnlich, wie ich es für Echidna beschrieb). In den weiten Maschen gewisser Funktionsstadien sitzen grobe, schwarzblau gefärbte Körner; in anderen Zellen sind solche nicht gefärbt, dagegen sieht man an der Oberfläche eine körnige Masse über das Niveau der Kittleisten hervorragen, dass man den Eindruck gewinnt, als ob Sekret auszutreten im Begriff sei, zumal im Kryptenlumen die gleiche dunkle und körnige Masse zu finden ist, welche mit Schleim sicher nichts zu thun hat, da der Letztere sofort sich von den Massen unterscheiden lässt, indem er in gut differenzierten Präparaten das Hämatoxylin vollständig abgegeben hat. Die Zellen erinnern sehr an diejenigen seröser Drüsen (hierin Ähnlichkeit mit den von mir bei Marsupialiern beschriebenen Verhältnissen). Zimmermann bestätigt also nicht nur meine citierte Anschauung, sondern erhebt sie auch zur Gültigkeit für den Menschen, wenn er zum Schlusse kommt: dass die Panethschen Zellen normale und für den Fundus der Krypten des Dünndarms durchaus typische Gebilde sind, die wirklich secernieren, so dass die Lieberkühnschen Krypten des Dünndarmes als Drüsen aufzufassen sind. — Das auf pag. 209 (oben und Anm. 1) des Stöhrschen Lehrbuches (8. Aufl. 1898) über die Lieberkühnschen Drüsen und die Körnchenzellen gesagte entspricht also nicht den thatsächlichen Verhältnissen.

Muskulatur des Darms. — In meinem vorletzten das Bindegewebe des Darmes betreffenden Berichte (VI. Bd. dieser Ergebnisse) wurde besonders auf die Bedeutung des Gedankens hingewiesen, dass das gesamte Bindegewebe des Darmes ein zusammenhängendes Gerüst darstellt. Dort war schon von den Bindegewebszellen die Rede, welche zwischen den Muskelzellen der Muscularis (de Bruyne) aufgefunden wurden. In eine ganz neue Phase tritt jedoch die Lehre über den Zusammenhang des Bindegewebsgerüstes des Darms durch eine vorläufige Mitteilung von Schaffer (98c). Nach dessen Angaben würde das, was bisher als Intercellularbrücken zwischen den Muskelzellen des Darmes beschrieben wurde, (soweit es sich nicht um Schrumpfungserscheinungen des kontraktilen Faserinhaltes selbst handelt) mit zu diesem Bindegewebsgerüst gehören. Der Zusammenhang dieses Gerüstes durch alle Schichten des Darmes würde in ungeahnter Weise vervollständigt, wenn die Schaffersche Anschauung durchdringen würde. Es würde sich nach Schaffer um ein die Fasern umhüllendes Wabenwerk handeln, welches unmittelbar mit dem die Bündel umhüllenden Bindegewebe zusammenhängt. Mehr über

diese Anschauung, die eine sorgfältige Prüfung und Nachuntersuchung bedarf, möchte ich heute nicht sagen. Es gehört ja die Lösung dieser Frage mehr in ein Kapitel das den Bau der glatten Muskulatur im allgemeinen umfasst und es wird dessen Referenten eher zustehen, hier, wenn erst die in Aussicht gestellte ausführliche Arbeit Schaffers erschienen ist, ein endgültiges Urteil zu fällen.

Dass übrigens der Gedanke Schaffers gewiss auf einen fruchtbaren Boden fallen wird, das zeigen in der Litteratur sich findende Bemerkungen, von denen ich noch eine hier anschliessen möchte. Garnier (97a) untersuchte im Ösophagus der Schildkröte die glatte Muskelfaser. Zwischen den beschriebenen Intercellularbrücken der Muskelzellen und Bindegewebe besteht nach ihm Ähnlichkeit und er spricht die Vermutung aus, dass wahre Intercellularbrücken im glatten Muskelgewebe sehr selten sind.

Bis jetzt hat man vier Schichten von Muskulatur am Darm der Schleie beschrieben und zwar zwei (innere cirkulär- und äussere längsverlaufende) von glatten und zwei (innere cirkulär- und äussere längsverlaufende) von quergestreiften Muskelfasern. Nach Woods (98) Untersuchungen enthält jedoch die äusserste (subseröse) Längsfaserschicht ausser den quergestreiften noch reichlich glatte Muskelfasern, welche zu den quergestreiften Faserbündeln eigenartige Lagebeziehungen besitzen, die nicht in Kürze zu beschreiben sind.

Spiralfalte. — Als zum letztenmale in diesen Berichten die Sprache auf die Entwickelung des Spiraldarmes der Selachier kam, habe ich die Ansicht geäussert, dass ungleiches Wachstum des Epithels die Bildung der Spiralfalte bedinge und nicht, wie bis dahin angenommen wurde, einfaches Längenwachstum. Um meine Ansicht vollständig zu beweisen, hätte ich noch darthun müssen, dass an den Stellen, an welchen ich das stärkste Wachstum annahm, zahlreichere Mitosen vorhanden sind, als an anderen Stellen des sich bildenden Spiraldarmes. Zur Entscheidung dieser Frage gehörte embryologisches Material und Kantorowicz (98) hat dieselbe inzwischen in dem Sinne gebracht, dass ein Sitz von Kernteilungsfiguren an den beiden Stellen ist, an denen sich Spiralfalte und übrige Darmwand berühren (Einbuchtungen Kantorowiczs). Ich kann demselben also beistimmen, wenn er für meine Ansicht den Beweis erbracht zu haben glaubt, soweit derselbe noch an embryologischem Material zu erbringen war. Nachdem dies nun einmal nachgewiesen ist, kann, wie ich glaube, kaum mehr eine Schwierigkeit bestehen für ein Verständnis, wie die verschiedenen Formen des Spiraldarmes (so der sogenannte gerollte und der gedrehte Spiraldarm) entstehen. Beim gerollten Spiraldarm werden die Punkte starker Epithelvermehrung zwei dem Darm gerade entlang

laufende Linien bilden, beim gedrehten dagegen in Spiralwindungen um den Darm laufen. Ausser der Anteilnahme des Epithels an der Bildung der Spiralfalte sucht Kantorowicz auch noch nachzuweisen, dass das Mesenchym, nachdem sich erst die Falte durch das ungleiche Wachstum des Epithels gebildet hat, seinerseits, durch den Seitendruck gereizt, nunmehr aktiv das Epithel vorwölbt. Kantorowicz tritt damit in Gegensatz zu Rückert, mit dem ich in diesem Punkt übereinstimme. Aus den Angaben von Kantorowicz über den mikroskopischen Bau des Spiraldarmes der Selachier sei noch hervorgehoben der kolossale Reichtum an Muskulatur und elastischen Geweben, welche dieser Autor beschreibt und zu der grossen Dehnbarkeit und der kräftigen Peristaltik dieses Darmabschnittes in Beziehung bringt.

Noch eine den Selachierdarm betreffende Frage ist in letzter Zeit mehr in den Vordergrund des Interesses getreten. Von Parker waren beim Genus Raja vor Jahren vier Typen von Spiralklappen aufgestellt worden. P. Mayer (97) wies nun nach, dass Parkers Typen der Spiralklappe von Raja nicht, wie Parker und diesem folgend Rückert annahmen, individuelle Varianten sind, sondern teils Artefakte, teils funktionelle Zustände des Darmes, die im engsten Zusammenhang mit der Verdauung stehen. Bei Raja kehren im normalen, nicht künstlich oder durch viel Nahrung gedehnten Darm die von Parker u. a. beschriebenen Kegel sämtlich ihre Spitze nach vorn. Dies gilt auch von den hintersten. Wird dagegen der Darm aufgebläht, so streckt er sich gegen sein Ende stark in die Länge, und dadurch wird die Falte nach hinten so schmal, dass sie keinen Mittelpfeiler mehr bildet. Ist er endlich voll Nahrung, so können sich von den Kegeln wohl alle mit Ausnahme der vordersten nach hinten umstülpen. Bei Scyllium, Mustelus (Embryonen) und Pristiurus sind die Kegel ebenfalls alle nach vorn gerichtet, und so darf man getrost annehmen, dass dies ihre natürliche Lage bei Haien mit gedrehtem Spiraldarm (P. Mayer übernimmt diesen Terminus von Rückert) ist. Torpedo hingegen hat nicht nur als erwachsenes Tier, sondern auch als Embryo in allen Stadien nur quere Falten ohne jeglichen Ansatz zur Bildung von Kegeln. — Kantorowiczs (98) Resultate an embryologischem Material stehen in keinem Widerspruch zu den geschilderten Anschauungen Mayers. Auch Kantorowicz findet, dass sich alle vier Typen eigentlich auf einen einzigen zurückführen lassen. — Die nächste Frage, die hinsichtlich der Spiralfalte zu lösen sein wird, ist die Entstehung der grossen in derselben enthaltenen Gefässe, auf welche sowohl durch die älteren Beobachter, wie durch Rückert, P. Mayer und Kantorowicz die Aufmerksamkeit gelenkt wurde und welche durch Neuville (97b) (siehe dort weitere

Litteratur) neuerdings untersucht wurden. Die Frage wird wohl so zu stellen sein: entsprechen die Gefässe der Spiralfalte irgendwelchen Gefässen des Darmes anderer Wirbeltiere und welchen? oder sind dieselben in der Falte erst mit deren Entstehung entstanden. Da sich offenbar schon in verschiedenen Händen Schnittserien durch den embryonalen Spiraldarm befinden, wird diese Frage sich unschwer entscheiden lassen.

Darmnerven. — Eine eingehende Bearbeitung der Nerven und Nervenendigungen des Verdauungsapparates bei niederen Wirbeltieren (Fische und Amphibien) auf Grund der Untersuchung zahlreicher Species nach der Golgischen Methode liegt reich mit Tafeln versehen von Rina Monti (98 a) vor. Im Darmkanal der Knorpelfische fand sich ein Plexus myentericus und ein Plexus mucosus, welche aus Nervenfasern und Nervenzellen bestanden. Die Nervenfasern konnten in die Muscularis, zu den Sappeyschen Sphinkteren, zu den Blutgefässen und zum Epithel verfolgt werden. Auch bei Teleostiern liessen sich die beiden Nervenplexus nachweisen, doch geben die Nervenfaserbündel hier Collateralen ab, welche bei Selachiern vermisst wurden. Bei Batrachiern findet sich ein sehr reicher Nervenplexus in der Muscularis. Unter den Nervenfasern finden sich Nervenzellen oder Gruppen von solchen. Einige derselben liegen auch mitten in der Ringmuskulatur. Die Anordnung des Plexus mucosus ist analog der, welche sich bei Knochenfischen findet. Die Untersuchungen wurden auch auf die dem Darmrohr zugehörigen grossen Drüsen ausgedehnt. Im Pankreas der Knorpelfische und der Batrachier finden sich zwei Arten von Nerven, Gefässnerven und Drüsennerven. Erstere verlaufen konstant entlang den Gefässen, letztere umgeben die Drüsenschläuche derart, dass diese von Maschen umhüllt werden, welche durch Verflechtung der Nervenfasern entstehen. Die Endfibrillen liegen innerhalb der Tubuli zwischen den secernierenden Zellen. In der Leber der Knorpelfische, Knochenfische und Batrachier gelang zwar die Darstellung der Nerven nur in Bruchstücken, doch liessen sich Gefässnerven und Drüsennerven nachweisen. Die zum Parenchym gehenden Nerven verzweigen sich und ihre Endigungen stehen wahrscheinlich in intimer Beziehung zu den Leberzellen. Die Glandula digitiformis der Selachier findet Rina Monti ausserordentlich reich an nervösen Elementen. Die in die Drüsen eingetretenen Nerven zeigen in ihrem Verlauf Nervenzellen. Starke Fasern dringen ins Drüsenparenchym ein und lassen einen reichen interparenchymatösen Plexus entstehen. Alle Drüsenschläuche sind von Nervenfasern umgeben, welche sich mit kleinen Anschwellungen an die Epithelzellen anlegen.

Endlich schildert Rina Monti (98 c) in einer weiteren Abhandlung die Nerven im Darme einiger Saurier und findet auch hier einen Plexus myentericus und submucosus. Vom letzteren dringen Nerven durch die Muscularis mucosae vor, um einen interglandulären (besonders im Magen) Plexus zu bilden.

Malischeff (97) untersuchte die Nervenendigungen am Ösophagus und Magen der Vögel (Carduelis elegans, Acanthis linaria, Columba livia, Tinnunculus alaudarius, Parus major, Corvus cornix, Pyrrhula coccinea) nach Ramon y Cajals Methode. Die Nerven zerfallen an der Oberfläche der Ösophagealdrüsen in ein Geflecht von äusserst dünnen varikösen Fäden und dringen nicht in die Drüsenzellen ein, freie Nervenendigungen fanden sich auch unter dem Oberflächenepithel der Schleimhaut, dringen jedoch nirgends ins Epithel selbst ein. Auch im Drüsenmagen umflechten die Nervenfasern die Drüsenläppchen, im Muskelmagen endigen die Nerven mit knopfförmigen Verdickungen an den Drüsenzellen. Zwischen den Drüsen des Muskelmagens konnte Malischeff faserige Netze (nach der Methode von Ramon y Cajal) darstellen, welche er mit den von mir in Leber und Milz beschriebenen Gitterfasern identifiziert. Malischeff kommt zum Schluss, dass in den von ihm untersuchten Drüsen von Vögeln die Nervenendigungen frei sind und zu den Zellen im selben Verhältnisse stehen, wie z. B. die Endigungen der Nerven zu den glatten Muskelzellen. Pericellulärnetze fanden sich nicht.

Dogiel (99) findet, dass die Ganglien der Darmgeflechte aus drei verschiedenen Typen von sympathischen Zellen bestehen, wobei von jeder Zelle der einzelnen Typen mehrere Dendriten und ein Nervenfortsatz ausgehen. Für gewöhnlich werden die Zellen aller Typen durch Methylenblau gefärbt, am leichtesten und raschesten jedoch die Zellen des ersten Typus. — a) Zellen des ersten Typus (motorische Zellen). Hierher gehören sternförmige Zellen von eckiger Form mit rundem oder ovalem Kern, welcher entweder im Centrum der Zelle oder mehr oder weniger excentrisch liegt. Die Grösse der Zellen ist annähernd 0,0129 bis 0,0344 mm in der Längsrichtung und 0,086—0,0215 mm in der Querrichtung. Diese Zellen gehören zu den am zahlreichsten vertretenen Elementen eines jeden Ganglions. — b) Zellen des zweiten Typus. Hierher gehören Zellen von eckiger, sternförmiger und spindelförmiger Gestalt, deren Grösse diejenige der Zellen des ersten Typus etwas übertrifft. Diese Zellen sind an Zahl seltener als die des ersten Typus. — c) Den dritten Typus von Ganglienzellen bilden besondere Zellen, welche in Gestalt und Grösse fast mit den Zellen des zweiten Typus übereinstimmen und augenscheinlich in geringerer Anzahl in den Ganglien vertreten sind, als die Zellen des ersten Typus. Die

Dendriten der Ganglienzellen der ersten Art sind mit kurzen und dünnen Endfäden besetzt, welche sich direkt mit ebensolchen Verzweigungen von Dendriten anderer Zellen von demselben Typus verbinden, und auf diese Weise gemeinschaftlich ein ausserordentlich dichtes Netzwerk bilden. Beim zweiten Typus enden alle Ästchen, welche durch die Teilung ihrer Dendriten entstanden sind, nicht innerhalb der Grenzen des betreffenden Ganglions, sondern treten meist an den Polen des Ganglions in die Nervenbündel ein und verlaufen mit den übrigen Fasern der Bündel (Nervenfortsätzen von Zellen anderer Typen, cerebrospinalen Fasern) gemeinschaftlich. Die Verästelungen der Dendriten der Ganglienzellen des dritten Typus zerfallen schliesslich in mehrere variköse Endfädchen, welche die Grenzen des Ganglions nicht überschreiten, sich untereinander verflechten und im ganzen Ganglion ein dichtes Geflecht bilden. — In den Ganglien endigen Nervenfasern von zweierlei Art: sympathische Fasern und andere, welche zu den markhaltigen Fasern zu rechnen sind, die im Darm noch vor dem Eintritt in die Bündel der Darmgeflechte die Markhülle verlieren, woher sie auch dort das Aussehen markloser Fasern haben. — Ausser den drei erwähnten Typen von Zellen finden sich in der Darmwand noch eine ungeheure Menge von Zellen, welche mit den Nerven nichts zu thun haben und als sternförmige Zellen bezeichnet werden können. Diese rechnet Dogiel zu den Bindegewebszellen. — Die Gallenblasenganglien zeigen keine wesentlichen Unterschiede von den Ganglien der Darmgeflechte. In den Ganglien der Gallenblase treten die drei von Dogiel unterschiedenen Typen von Zellen noch schärfer hervor, als in den vorgenannten Ganglien.

Lymphgewebe des Darmes. — Martinelli (98) hat die Topographie der Lymphnoduli im menschlichen Darme studiert, indem er 41 Stücke in 3030 Schnitte zerlegte. Er giebt die Resultate seiner Untersuchung in Form einer Tabelle wieder, aus der unter anderem auch die Grösse der Noduli an den verschiedenen Stellen des Darmes ersichtlich ist. Bei der Katze findet er die Noduli spärlich, beim Hunde reichlich.

Stöhr (98) untersuchte die Rückbildung von Duodenaldrüsen bei der Katze. Er findet Vermehrung des interstitiellen Bindegewebes und eine Abplattung der Drüsenzellen. Aus Blutgefässen der Submukosa stammende Leukocyten in beträchtlicher Menge sprengen die dichteren Bindegewebszüge, dringen zwischen die abgestorbenen Drüsenzellen ein und beteiligen sich offenbar an der nun folgenden Resorption des zu Grunde gegangenen Materials. Stöhr sieht in diesen Vorgängen wie auch in übereinstimmenden von Bermann und Kamocki in der Unterkieferdrüse und von Nadler in der menschlichen Lippendrüse beschriebenen Prozessen trotz der unverkennbaren Ähnlichkeit mit pathologischen Vorgängen normale

Prozesse. Die Bedeutung der Rückbildung der Duodenaldrüsen lässt sich vielleicht in dem Sinne beantworten, dass in solchen Drüsen Reste der bekanntlich mehrfachen Pankreasanlage vorliegen. Man weiss, dass von den drei Pankreasanlagen nicht alle gleichmässig zur Ausbildung gelangen, da ferner bekannt ist, dass ein Teil der Duodenaldrüsen im feineren Bau dem Pankreas gleicht, so ist diese Möglichkeit nicht ohne weitere Untersuchung von der Hand zu weisen.

Topographie und Entwickelung der Baucheingeweide. — Die Topographie der Baucheingeweide, besonders des Darmes beim Menschen, hat eine eingehende Untersuchung durch Mall (97) und E. Müller (97) erfahren. Beide Autoren verfolgten die Entwickelungsstufen des menschlichen Darmes von der einfachsten Form beim Embryo bis zum Erwachsenen. Mall fand, dass die verschiedenen Schlingen des ausgebildeten Darmes, wie auch ihre Lage, schon bei Embryonen von 5 Wochen angelegt sind und dass die Lage der Darmwindungen beim Erwachsenen ebenso gesetzmässig ist, wie diejenige der Gehirnwindungen. Unter 41 von Mall untersuchten Fällen waren 21 mal die Därme nach demselben Plane angeordnet, welchen Mall deshalb als den normalen betrachtet und die Anordnung der Därme in den anderen Fällen als Abweichungen davon. In diesen 21 Fällen ordnete sich das Jejunum erstens in zwei Gruppen von Schlingen, welche genau in der linken Regio hypochondriaca gelegen waren. Alsdann gelangt der Darm durch die Regio umbilicalis nach der rechten Seite des Körpers. Daraufhin verläuft der Darm wieder zurück über die Medianlinie, um einige Schlingen in der linken Fossa iliaca zu bilden, und schliesslich füllt er das Becken und die unteren Räume des Bauches zwischen den Psoasmuskeln aus. E. Müller findet, dass sich die Anordnung des Dünndarmes in zwei Hauptgruppen von Darmschlingen bei den menschlichen Föten vom 3. Monate an konstant findet. Der Darmverlauf ist in der ersten Fötalzeit immer, in der späteren in gewissen Fällen in diesen Gruppen ganz bestimmt, indem der Darm in der linken oberen Gruppe in queren Zügen sich allmählich von oben nach unten windet, in der rechten unteren allmählich von links nach rechts zieht. E. Müller findet, dass die Anordnung des Dünndarmes in zwei Gruppen nicht von dem Vorhandensein einer Enge (Henke) abhängt. Dies wird dadurch bewiesen, dass gerade in der Fötalzeit die Gruppenbildung noch schöner hervortritt, als beim Erwachsenen, wozu kommt, dass sie beim Fötus ganz konstant ist. Bei dem Fötus findet man aber noch weniger als beim Kinde eine Enge. Müller findet die wichtigste Ursache dieser Anordnung in der Gestalt des Raumes, in dem die Dünndärme aufgehängt sind, sowie in dem gesetzmässigen Verlauf des Darmes durch diesen Raum. Die oben-

genannte Anordnung des Dünndarmes ist nämlich die zweckmässigste Verteilung des mobilen Organes in dem zu seiner Verfügung stehenden Raume. Dieser Raum ist winkelförmig gebogen, indem er erst von oben hinten nach unten vorne geht und dann nach rechts abbiegt. In beiden Abtei lungen des Raumes liegen die Darmzüge gegen die Längsrichtung vertikal, daraus resultieren die beiden Haufen mit ihren verschiedenen Schlingenrichtungen. Müller vermutet auch, dass die Anordnung im erwachsenen Zustande nicht auf dem Vorhandensein einer Enge, sondern darauf beruht, dass der Teil der Bauchhöhle, der den Dünndarm enthält, auch beim Erwachsenen zwei winkelförmig gegeneinander gebogene Nischen zeigen kann. Endlich sind hier die Untersuchungen von Stopnitzki (98) zu erwähnen, der mit Sernoff annimmt, dass die Form (Insertionslinie und Breite) des Mesenteriums für den Verlauf der Darmschlingen massgebend ist. Abweichungen von der gewöhnlichen Anordnung der Darmschlingen entstehen dadurch, dass das Mesenterium häufig sich der Längsrichtung des Darmes entsprechend in Falten legt. Ein zweites Moment, welches auf die Richtung der Dünndärme von Einfluss ist, wird dargestellt durch den zickzackförmigen Verlauf der Insertionslinie des Darmes und die dadurch bedingten Vorsprünge an dem Mesenterium, welche umso bedeutungsvoller sind, je grösser ihre Ausdehnung.

Von Interesse sind auch die Untersuchungen von Anthony (98) an einem jungen weiblichen Orangutang. Anthony findet, dass sich der Orangutang hinsichtlich des Verhaltens seiner Baucheingeweide zwar in einigen Punkten dem Menschen nähert, in anderen aber von ihm entfernt. Neben Anordnungen, welche zum aufrechten Gang passen, zeigt er im Duodenum, Pankreas und Leber Bedingungen, welche mit der Horizontalstellung in Einklang stehen. Es nimmt der Orang also auch hinsichtlich seiner Baucheingeweide eine Mittelstellung zwischen dem Menschen und den niederen Affen oder den auf vier Füssen gehenden Carnivoren ein. Am Magen beschreibt Anthony beim Orang eine starke Einschnürung. Dieselbe teilt den Magen in zwei Abteilungen und kann, wie Anthony mit Recht bemerkt, hier nicht wohl auf das Tragen eines zu engen Korsettes bezogen werden.

Dexter (99) kommt zum Schlusse, dass bei der Katze der Eintritt der Gedärme in die Bauchhöhle gemäss einer geordneten Reihenfolge stattfindet. Zuerst erfolgt der gleichzeitige Eintritt der beiden Endteile, dann folgt der Leerdarm und zuletzt die übrigen Teile des Krummdarmes. Die Lage des Blinddarmes auf der linken Seite des Körpers sucht Dexter durch folgende Theorie zu erklären. Der Druck, welchen die aus der Verknüpfungsstelle des Zwölffinger- und Leerdarmes bestehende Schlinge,

indem sie sich um den Grimmdarm windet, auf denselben ausübt, trachtet die Grimm- und Blinddärme so weit wie möglich nach links zu drängen. Dieser Druck mit einem unverhältnismässigen Wachstum des Grimmdarmes verbunden, liefert die wahrscheinliche Erklärung der merkwürdigen Lage des Grimmdarmes. Katzenembryonen von 69—80 mm zeigen in den Windungen von Leer- und Krummdärmen absolut keine Ähnlichkeit untereinander. Auch bei der erwachsenen Katze giebt es keine feste Anordnung der einzelnen Windungen der Leer- und Krummdärme und diese Teile des Dünndarmes sind in ihrer allgemeinen Lage überhaupt keinem regelmässigen System unterworfen. Endlich beschreibt Verfasser noch eingehend die Lappen der Katzenleber und kommt zum Schlusse, dass gewisse Leberlappen vermöge ihres eigentümlichen Wachstums einen direkten Einfluss auf die schräge Lage des Speiseröhrenendes, die Lage des Magens, die Anordnung der Leer- und Krummdarmwindungen und die Bildung des aufsteigenden und Quergrimmdarmes in der ausgewachsenen Katze ausüben.

Voigt (98) kommt, betreffend die Entwickelung der Darmschleimhaut, zu folgenden Resultaten: Das embryonale bindegewebige Darmrohr lässt anfangs nur die Anlage der Ringmuskulatur und einen glatten auskleidenden Epithelschlauch erkennen. Der erste Schritt zur weiteren Ausbildung besteht in einer unregelmässigen Zerklüftung der bisher glatten inneren Oberfläche des Darmrohres durch Einsenkungen und Furchen. Diese werden immer zahlreicher und fliessen zu einem Netz von Kanälen zusammen: die von ihnen umzogenen Oberflächenfelder werden immer kleiner. Jetzt beginnen auf diesen Feldern (Zottenbasen) kleine Erhebungen zu entstehen, die ersten Spuren der späteren Zotten. Von dem Grunde der Gräben, die zwischen den Zottenanlagen bleiben, bilden sich später die Lieberkühnschen Krypten durch Entsendung von Hohlsprossen, ganz so, wie die Mehrzahl der übrigen tubulösen Drüsen zu entstehen pflegt. Diese Gräben sind auch die Stelle der Entwickelung der im Laufe des weiteren Wachstums sekundär entstehenden Zotten, welche von der verbreiterten Thalsohle aus emporsprossen. Eine Verwachsung der Zottenbasen zur Bildung der Lieberkühnschen Krypten, wie sie meist geschildert wird, existiert nicht.

Nach Schirman (98) bestehen die embryonalen Zotten des Dickdarms beim Meerschweinchen zu vier Fünfteln ihrer Länge einzig aus Epithelzellen, nur das basale Fünftel der Zotte enthält einen axialen, Blutgefässe führenden Bindegewebsstrang. Nur dieses basale Fünftel bleibt erhalten und geht in der Bildung der Lieberkühnschen Drüsen auf, der grössere Rest wird zurückgebildet, er zerfällt. In dieser Beziehung unter-

scheiden sich die embryonalen Dickdarmzotten des Meerschweinchens wesentlich von den gleichen Organen anderer Säugetiere, bei denen keine wirkliche Rückbildung, kein Zerfall stattfindet; die ganze Zotte wird vielmehr hier zum Aufbau der Darmdrüsen verwendet. — Die Drüsennatur der Lieberkühnschen Drüsen des Dickdarmes wird durch Schirman in Frage gestellt, indem er durch Untersuchung des Meerschweinchendickdarms zur Ansicht von Koelliker und Brand gelangt, welche die Drüsen durch Bildung und Verwachsung von Falten entstehen lassen, es würden also die Lieberkühnschen Drüsen des Dickdarms einen von den übrigen Darmdrüsen (Brunnersche Drüsen) auch von denen des Magens verschiedenen Entwickelungsmodus aufweisen (indem sich diese Drüsen durch Sprossenbildung verästeln).

Es stehen also die zuletzt erwähnten Ansichten von Schirman in direktem Gegensatz zu den zuvor geschilderten von Voigt. Sollte, wie mir wahrscheinlich ist, Voigt Recht behalten, so wäre mir dies sehr willkommen, da seine Funde eine wesentliche Stütze für meine im 6. Band dieser Ergebnisse, pag. 126 f., sowie in meinem Lehrbuche niedergelegten Anschauungen ergeben würden.

Seyfert (97) untersuchte Anatomie und Entwickelungsgeschichte der blinden Anhänge des Darmkanals bei Kaninchen, Taube und Sperling und beschreibt diese Organe eingehend makroskopisch und mikroskopisch. Der Processus vermiformis hält in makroskopischer Beziehung mit der Entwickelung der übrigen Abschnitte des Darmkanals gleichen Schritt, er ist beim 18—20tägigen Embryo vom Kaninchen bereits in relativ gleicher Gestalt vorhanden wie beim ausgewachsenen Tiere. Die im Processus vermiformis des Kaninchens die Nodulikuppen überwölbenden Schleimhautpartien lässt Seyfert aus verwachsenen Zotten bestehen und entstehen. Beim Embryo von 18--20 Tagen findet er hier an Stelle des ursprünglichen Entoblast bereits Epithelhöckerchen, welche zottenartige Vorsprünge nach dem Darmlumen zu bilden. In die Epithelhöcker treten an einigen Stellen bereits kleine Zapfen des Mesoblasts hinein. Diese sind die ersten Anfänge der späteren Zotten, die weiter empor, wachsend das Epithel vor sich herschieben und Seyfert verfolgt den Übergang dieser Zotten in die die Nodulikuppen umgebenden Schleimhauterhebungen. Im Laufe der weiteren Entwickelung geht die Ausbreitung der Zotten in den oberen Abschnitten immer mehr vor sich, sodass die bei vierwöchentlichen Kaninchen oftmals noch ziemlich weiten Öffnungen, durch welche die oberhalb der Noduli gelegenen Wabenräume mit dem Darmlumen in Verbindung stehen, allmählich auf ein sehr geringes Mass beschränkt werden. Die in den oberen Abschnitten der Zotten befindlichen Drüsenschläuche

verdanken ihre Entstehung den sich seitlich von dem Zottenstroma abzweigenden Sprossen. — In den Blinddärmen von Taube und Sperling findet sich die im übrigen Darmkanal der Vögel vorhandene Schichtung der Darmwand. Die Schleimhaut trägt Zotten, welche viel voluminöser sind als im Dünndarm, auch die Lieberkühnschen Drüsen besitzen nicht den regelmässigen Bau wie im übrigen Darm. An dem Blinddarm von Taube und Sperling sind drei Muskelschichten zu unterscheiden, von denen die beiden äusseren die eigentliche Wandmuskulatur, die innere die Muscularis mucosae darstellen. Infolge der geringen Entwickelung (Fehlens) der Submukosa befinden sich die grösseren Stämme der Blutgefässe in der äussersten, in der Längsmuskelschicht. Lymphknötchen sind in Gestalt von eirunden, in der Basis der Zotten gelegenen Gebilden erkennbar. Die Entwickelung der Darmwandschichten beim Sperling vollzieht sich in ähnlicher Weise wie beim Processus vermiformis des Kaninchens. Die anfangs innen glatte Darmwand treibt von dem Mesoderm aus Zapfen nach dem Darmlumen zu, welche das Epithel vor sich herschieben und diesem seine typische Anordnung verleihen. Damit gleichzeitig, sowie auch im weiteren Verlaufe der Entwickelung der Zotten formieren sich zwischen diesen die Lieberkühnschen Krypten.

Betreffend die Entwickelung von Darm, Leber und Pankreas sind endlich die Plattenmodelle von Stricker (99) zu erwähnen. Diese stellen die Entwickelung des Pankreas aus zwei ventralen und einer dorsalen Anlage, welche mit einander zu einer einheitlichen Drüse verschmelzen, zu deren Ausführgang derjenige der rechten ventralen Anlage wird, in klarer Weise dar, ebenso die Entwickelung der Leber und der Schwimmblase. Das Studium der Modelle wird manche in Bezug auf Einzelheiten bei der Entwickelung von Darm, Leber und Pankreas noch bestehende Differenzen zu schlichten geeignet sein; auch die Veränderungen in der Gestalt und Lage der Leber finden eingehende Berücksichtigung.

Brunnersche Drüsen.

Im zweiten Teil meines Lehrbuches der vergleichenden mikroskopischen Anatomie (auf pag. 375) habe ich die Forderung aufgestellt, dass für die Topographie der Brunnerschen Drüsen des Menschen ein Schema entworfen werden müsse, wie ich es für zahlreiche Wirbeltiere gegeben habe. Zur Herstellung eines solchen Schemas ist ein Längsschnitt durch den Darm erforderlich, der vom Pylorus beginnt und im Darme zum mindesten soweit nach abwärts reicht, wie die Brunnerschen Drüsen. Handelt es sich (wie beim Menschen) um einen grossen Verbreitungsbezirk der Brunner-

schen Drüsen, sodass sich diese Übersicht wegen der Grösse des Objektes nicht in einem Schnitte darstellen lässt, so muss das Objekt in geeigneter Weise in mehrere Stücke zerlegt werden, welche dann in der Rekonstruktionsfigur ihre Vereinigung finden. Castellant (98) erfüllte meine Forderung (wenigstens zum Teil), indem er eine solche Rekonstruktionsfigur für den Anfang des Duodenums vom Menschen entwarf. Leider hat er nur die ersten 10 Centimeter vom Pylorus abwärts geschnitten, sodass seine Befunde noch nicht hinreichen, um die von mir in meinem Lehrbuche und im letzten Bande dieser Ergebnisse vorgetragene Theorie über die Entstehung der Brunnerschen Drüsen weiter zu vertiefen oder auch nur die im Widerspruch zu den Angaben anderer Beobachter stehende und nach meiner Ansicht (vergl. mein Lehrbuch II. pag. 375) irrtümliche Behauptung Stöhrs (der auch in der achten Auflage seines Lehrbuches wieder die Brunnerschen Drüsen des Menschen in ihrer Ausdehnung auf die obere Hälfte des Duodenums beschränkte) weiter zu entkräften.

Immerhin hat einmal Castellant einen guten Anfang gemacht und es steht zu hoffen, dass weitere Autoren folgen werden. Aus der Figur dieses Autors ist ersichtlich, wie ich dies für zahlreiche Wirbeltiere darstellte und wie es auch für den Menschen von anderen Autoren angegeben wird, dass die Brunnerschen Drüsen beim Menschen am Sphinkter eine grössere Anhäufung bilden und dann im Darme nach abwärts allmählich an Menge abnehmen und wie sie weiter nach abwärts nur noch in den Plicae circulares liegen, d. h. da wo das submuköse lockere Bindegewebe am reichlichsten ist. Beim Hunde verhält sich nach Castellants Darstellung die Topographie der Brunnerschen Drüsen ähnlich, wie ich sie für den Fuchs beschrieben und abgebildet habe und bei der Ratte scheinen die Verhältnisse in hohem Masse mit den von mir für die Maus beschriebenen und abgebildeten übereinzustimmen. Von besonderem Interesse erscheinen folgende Angaben Castellants. Einmal findet er beim Menschen Brunnersche Drüsen sehr entwickelt in der Höhe der Vaterschen Ampulle, eine weitere diesbezügliche Angabe aus dem Jahre 1898 wurde von Letulle und Nattan-Larrier (98) gegeben. Dies wäre nicht besonders merkwürdig, da ja bekanntlich die Brunnerschen Drüsen beim Menschen noch weiter im Darme nach abwärts reichen. Was aber auffällt, ist die Angabe Castellants, dass auch beim Hunde sich Brunnersche Drüsen unmittelbar an der Einmündungsstelle des Canalis pancreaticus in den Darm, also ungefähr 8 Centimeter vom Pylorus entfernt vorfinden, während die Brunnerschen Drüsen beim Hunde im übrigen den Pylorus nur 2 Centimeter überschreiten. Es ist zunächst die Frage, ob sich dieser Befund von Brunnerschen Drüsen an der Ein-

mündungsstelle des Pankreasausführganges bestätigen lässt und ob es sich hier nicht nur um zum Ductus pancreaticus gehörige Elemente handelt, sondern um wirkliche Brunnersche Drüsen. (An der Vaterschen Ampulle des Hundes beschrieb schon Ranvier sich von den Brunnerschen unterscheidende Schleimdrüsen.) Würde es sich um Brunnersche Drüsen handeln, so wäre die Frage zu erörtern, wie sich dieser Fund zu der von mir vertretenen Theorie der Entstehung dieser Drüsen (dass die Drüsen der Pylorusdrüsenzone über den Sphinkter hinaus wachsend und zu einer excessiven Entwickelung gelangend, die Muscularis mucosae durchbrechen und so zu Brunnerschen Drüsen werden) verhält. Ich glaube, dass dieser Fund meine Theorie nicht beeinträchtigen würde und sehe verschiedene Möglichkeiten den Castellantschen Fund derselben anzupassen. Ehe ich aber diese Möglichkeiten erörtere, möchte ich abwarten, was die Nachuntersuchung durch andere Autoren ergiebt und vor allem auch, ob der Befund für den Hund vereinzelt dasteht, oder ob es sich um ein auch bei anderen Tieren zu beobachtendes Vorkommnis handelt.

Eine diesbezügliche (von der Beobachtung Castellants ganz unabhängige) Angabe liegt von seiten Hellys (98) für den Menschen vor. Helly deutet die an der Einmündungsstelle der Pankreasausführgänge liegenden Drüsen als Drüsen vom Bau des Pankreas (dieselben sind auf die Papilla minor, in welcher der Ductus Santorini mündet, beschränkt, siehe unten Kapitel: Pankreas). Helly, der gleichzeitig mit Castellant gearbeitet hat und dessen Resultate nicht kennt, diskutiert die Frage gar nicht, ob es sich nicht auch um Brunnersche Drüsen (wie letzterer meint) handeln könnte. Wenn die beiden Autoren auch verschiedene Deutungen geben, so stimmen sie doch in den thatsächlichen Befunden überein. Für den Hund bestand anfangs auch hierin keine Übereinstimmung bei beiden Autoren. Während Castellant die Drüsenanhäufung (welche er als Brunnersche Drüsen deutet) auch an der Einmündungsstelle des Canalis pancreaticus in den Darm findet, vermochte Helly (98) beim Hunde ausser den normalen kleinen Schleimdrüsen in den Wandungen der Gänge anfänglich nichts zu finden, was den Befunden an den menschlichen Präparaten entspräche. Später fand Helly (99a) beim Hunde die Drüsenmasse auch auf. Die Nachprüfung wird bei Untersuchung dieser Region vor allem die Frage zu entscheiden haben, ob es sich um Brunnersche Drüsen oder um Schleimdrüsen oder um Drüsen vom Bau des Pankreas (Cl. Bernard) handelt, oder ob mehrere Drüsenarten nebeneinander vorkommen.

Auch Verneuil hat Drüsen in der Duodenalwand gefunden, für Koelliker waren dies Annexe der Pankreasausführgänge. Pilliet (94)

konstatierte nun 1894 beim Hunde, dass die in der Duodenalwand liegenden Ausführgänge in der That mit diesen Drüsen besetzt sind. Ausserdem findet er aber in der Vaterschen Ampulle bei Kaninchen, Mensch und Hund zwischen den zottenähnlichen Bildungen und am Grunde dieser Bildungen Drüsen, welche sehr den Brunnerschen Drüsen des Duodenums gleichen. Gerade für den Hund wird dies besonders betont.

Wer nun an die Bearbeitung dieser Frage herangehen will, wird sich mit der von mir hier zusammengestellten Litteratur noch nicht begnügen dürfen, da ich die älteren Lehrbücher daraufhin noch nicht durchgesehen habe, auch von älteren Spezialarbeiten (über die Vatersche Ampulle etc.) nur über das berichtet habe, was mir eben vorlag.

Endlich macht Castellant (98) noch Angaben über den feineren Bau der Brunnerschen Drüsen der weissen Ratte. Die Zellen dieser Drüsen zeigen einen den Kern enthaltenden gekörnten (dunkleren) basalen und einen der Oberfläche näheren hellen Teil. Das Auftreten der hellen Zone wechselt mit verschiedenen Verdauungszuständen derart, dass die helle Zone nach der Nahrungsaufnahme noch etwas zunimmt, dann allmählich schwindet, um nach einem Zeitraum von 16 Stunden wieder zum ursprünglichen Zustande zurückzukehren. Castellant schliesst, dass sich das Sekretionsmaterial, welches sich im oberen Teil der Zelle in Form eines hellen Tröpfchens ansammelt, anfangs etwas vermehrt um dann allmählich abzunehmen. — In hohem Grade stimmen mit diesen Befunden Castellants an der Ratte jene Resultate überein, welche Zimmermann (98) im gleichen Jahre beim Menschen erhob, wo jedoch Castellant die zwei Zonen vermisste. Zimmermann sieht in dem der Oberfläche der Zelle zunächst gelegenen hellen Zellabschnitt eine Sekretsammelstelle. Zimmermann unterscheidet aber ausser dem hellen Zellabschnitt einen mittleren dunkleren, dessen oberflächliche (d. h. periphere) Schicht sich mit Eisenhämatoxylin schwarzblau färbt und eine wieder hellere an der Basis. Das von Castellant bei der Ratte in der hellen Zone beschriebene Netzwerk dürfte dem von Zimmermann beim Menschen überall (d. h. in allen Zonen) beschriebenen zarten Protoplasmagerüst entsprechen. Das von Zimmermann aufgefundene Diplosoma (in dieser Form treten hier die Centralkörper auf) liegt annähernd in der Mitte der dem Lumen zunächst gelegenen hellen Zone.

Bauchspeicheldrüse.

Centroacinäre Zellen. — Die Unsicherheit in der Deutung der centroacinären Zellen beginnt sich zu verlieren und es dringt allmählich

allgemein die Ansicht durch, dass die schon von Langerhans aufgestellte Vermutung, dass die centroacinären Zellen noch zur Wand des Gangsystems gehören, das richtige getroffen hat. Es bestehen also Verhältnisse, welche in einem Schema (Fig. 155) im Lehrbuche von Böhm und v. Davidoff in klarer Weise und durchaus richtig dargestellt sind. Zimmermann (98) hat neuerdings diese Frage mit der Eisenhämatoxylinmethode geprüft und giebt eine Reihe von Abbildungen aus dem Pankreas des Menschen, welche die Beziehungen der Schaltstücke, der centroacinären Zellen und Drüsenzellen zueinander veranschaulichen. Dadurch dass in diesen Präparaten die am Drüsenlumen liegenden Kittleisten dargestellt sind, wird die richtige Erkenntnis der Lage der feinsten Sekretgänge wesentlich erleichtert. Zimmermann findet, dass diese feinsten Sekretgänge zwischenzellig (intercellulär), nicht binnenzellig (intracellulär) liegen. Für das an die Spitze dieses Kapitels gestellte Urteil war mir besonders massgebend, dass die die secernierenden Zellen enthaltenden Endschläuche der Bauchspeicheldrüse Sekretröhrchen bilden, deren Wand von der Innenfläche der secernierenden Zellen gebildet wird und zwar ohne Beteiligung der centroacinären Zellen. Dieses Sekretröhrchen kann kürzer oder länger sein. In dem von Böhm und v. Davidoff (98) gegebenen Schema nehmen an der Bildung dieses Sekretröhrchens in der Zeichnung (also in einem Schnitt) links drei Drüsenzellen, rechts sogar nur zwei solche teil. Beim Menschen nehmen nach den Zeichnungen Zimmermanns (98) meist 3 bisweilen auch 4—5 (im Schnitt) Drüsenzellen teil. Was aber aus den Zeichnungen Zimmermanns besonders hervorgeht, ist, dass beim Menschen das Sekretröhrchen eine beträchtliche Länge besitzt. Bedeutend ist die Länge des Sekretröhrchens bei manchen Tieren, so besitze ich z. B. überzeugende Präparate von einigen Haifischen. Besonders lange Sekretröhrchen finde ich bei Proteus anguineus und ich kann in dieser Hinsicht auf eine von mir vor Jahren gegebene Figur hinweisen, welche darthut, dass bei Proteus lange Strecken der Pankreasdrüsenschläuche ohne centroacinäre Zellen verlaufen. Das Bestehen der Sekretröhrchen in den Endschläuchen der Bauchspeicheldrüse ist nach meiner Ansicht ein sicherer Beweis dafür, dass die centroacinären Zellen nicht zu diesem Endstück sondern zum Gangsystem gehören. — Auch nach Kolossow (98) gehören die centroacinären Zellen zweifellos zum Epithel der Ausführgänge.

Intercellularbrücken. — Kolossow (98) beschreibt ferner in der Bauchspeicheldrüse Intercellularbrücken zwischen den Zellen der intertubulären Zellhaufen, ebenso wie zwischen denen der Zymogenkörnchen haltenden Drüsenzellen. Die organische Verbindung der beiden Zellarten

lässt für Kolossow keinen Zweifel darüber, dass auch die Zellen der intertubulären Zellhaufen Drüsenelemente sind.

Pankreasausführgänge des Menschen. — Die übereinstimmenden Angaben sämtlicher Anatomen lauten dahin, dass das Pankreas einen Hauptausführgang besitze, Ductus pancreaticus (Wirsungianus) genannt, der die Drüse der Länge nach durchsetzt und gemeinschaftlich mit dem Ductus choledochus an der Spitze der Papilla major (Vateri) mündet. Dort, wo Kopf und Schweif des Pankreas aneinandergrenzen, zweigt von dem Ductus Wirsungianus ein grösserer Nebengang ab, der sogenannte Ductus pancreaticus accessorius (Santorini), welcher ein wenig oberhalb und einwärts von der Papilla major an der Papilla minor mündet. Diese auffallende Thatsache der scheinbar doppelten Mündung eines und desselben Ganges wurde vielfach bezweifelt.

Helly (98) findet an 50 untersuchten (meist mikroskopisch) Fällen folgende Typen:

I. Der Ductus Santorini hat eine Mündung an der Papille (er kann dabei entweder von einfachem Verlaufe oder vielfach gewunden sein, in letzterem Falle ist sein Lumen sehr unregelmässig und stellenweise ausnehmend eng); es finden sich entweder

a) in der Papilla minor teils selbständig in den Darm, teils in den Ductus Santorini mündende Schleimdrüsen, oder
b) in der Papilla minor ausser den Schleimdrüsen noch teils selbstständig im Verein mit einem Teile der ersteren in den Darm, teils in den Ductus Santorini mündende Pankreasdrüsen.

II. Der Ductus Santorini ist obliteriert, dabei sind aber noch

a) in der Papilla minor selbständig in den Darm mündende Schleimdrüsen,
b) ausserdem noch in der Papilla minor mit den Schleimdrüsen gemeinschaftlich mündende Pankreasdrüsen,
c) es ist überhaupt keine Papilla minor vorhanden, mithin fehlen auch die Schleim- und Pankreasdrüsen daselbst.

Von diesen Fällen waren Ia und Ib besonders häufig vertreten. Das Offenbleiben des Ductus Santorini bildet also bei weitem die Regel. Doch nimmt das Sekret zum allergrössten Teil seinen Weg durch den Ductus Wirsungianus. Das Endstück des Ductus Santorini mitsamt den in der Papilla minor enthaltenen Drüsen erklärt Helly dagegen für einen gewissermassen selbständigen, secernierenden Apparat, der in den meisten Fällen mit dem übrigen Pankreas in anastomotischer Verbindung geblieben ist. Was ich an den Angaben Hellys vermisse, ist, dass er gar nicht auf das Verhalten der Brunnerschen Drüsen in der von ihm unter-

suchten Gegend eingeht. Er wird sich vor dem Einwurfe zu schützen haben, dass die von ihm an der Einmündungsstelle der Pankreasausführgänge in den Darm beschriebene Drüsenanhäufung von pankreasartigem Bau beim Menschen identisch sei mit einer von anderen Autoren (besonders Castellant siehe oben pag. 178) an derselben Stelle beim Menschen und beim Hunde (wo Helly [99a] später die Drüsenmasse auch auffindet) angegebenen Anhäufung Brunnerscher Drüsen, deren Nachabwärtsgreifen im Darm zu den Mündungsstellen der grossen Drüsen wir als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen haben. Möge hier bald eine auf ein vielseitigeres Tiermaterial gestützte Entscheidung fallen.

Von den Angaben Hellys interessiert ferner, dass nicht nur (wie schon Koelliker vor Jahren nachgewiesen hat) in der Wand aller grösserer Ausführgänge des Pankreas kleine traubige Drüschen vorkommen, die ursprünglich ebenfalls für Pankreas gehalten wurden, sich aber bei genauerer Untersuchung als Schleimdrüschen herausstellten. Vielmehr beschreibt Helly auch im menschlichen Pankreas selbst ganz gleichgebaute Schleimdrüsenläppchen, welche mit dem Ductus Wirsungianus, beziehungsweise mit dem Ductus Santorini durch einen kurzen aber weiten Ausführgang in Verbindung standen. Im Ductus Wirsungianus und Santorini sind Becherzellen nicht zahlreich.

Lage des Pankreas. — Sandras (97) beschreibt die Lage des Pankreas folgendermassen: Das Pankreas liegt in der Regio epigastrica, vor dem ersten Lendenwirbel, hinter dem Magen, unter der Leber, über den Dünndarmschlingen; es erstreckt sich von der Duodenalschlinge bis zum Hilus der Milz. Ein Teil des Körpers, gelegen zwischen der kleinen Kurvatur des Magens und dem linken Leberlappen, entspricht unmittelbar der vorderen Bauchwand, von der er nur durch das kleine Netz getrennt ist. Der Kopf tritt immer beim Erwachsenen in nahe Beziehungen zum Duodenum, der Schwanz steigt gegen das untere Drittel der Milz hinab ins Niveau der achten Rippe. Das ganze Organ liegt in einer deutlichen Horizontalebene, 8 cm über dem Nabel.

Leber.

Die Gallenkapillarnetze. — Nachdem es gelungen war, die Gallenkapillarnetze durch die Chromsilbermethode zur Darstellung zu bringen, entstand die Frage, ob sich die Resultate dieser Methode werden mit dem in Einklang bringen lassen, was uns die älteren Methoden vor allem die Injektionsmethode über die Gallenkapillaren gelehrt hatten. Skeptische Beobachter wollten dies nicht zugeben, vor allem wurde von

einer Seite betont, dass die Netze der Gallenkapillaren in den Chromsilberpräparaten weniger häufig seien, als dies andere Methoden gelehrt hatten, ja dass diese Netze den Gallenkapillaren einiger Säugetiere ganz fehlen. Dieser Anschauung konnte nun schon im letzten Bande dieser Ergebnisse das Zeugnis zahlreicher Autoren (Oppel, Berkley, Geberg, Böhm, v. Davidoff, Braus, Geberg 2. Abhandl., Spampani) gegenübergestellt werden. Alle diese Autoren betonten das häufige Vorkommen von Netzen und es war damit nachgewiesen, dass die Resultate der Golgimethode doch mit denen der älteren Injektionsmethoden übereinstimmten, und dass sie sogar leichter als letztere zu gewinnen sind. Entschiedenst habe ich selbst die Unhaltbarkeit der Lehre von Retzius in meinem vorjährigen Berichte in diesen Ergebnissen betont.

Auch neuerdings sind eine Reihe weiterer Autoren für die von mir vertretene Anschauung eingetreten und zwar sind mir folgende Arbeiten darüber bekannt geworden.

Hendrickson (98b) spricht bei Mensch und Schwein von Maschen der Gallenkapillaren (er konnte schon bei Embryonen von 5 cm Länge an vermittelst der Golgimethode die Gallenkapillaren nachweisen).

Ebenso ist Rina Monti (98) für die netzförmige Verbindung der Gallenkapillaren mit Bild und Wort eingetreten.

Auch Romiti und Sterzi (96) betrachten Netze als den gewöhnlichen Anfang der Gallenwege.

Endlich ersehe ich aus der neuesten Publikation Zimmermanns (98), dass derselbe schon auf der Anatomenversammlung im Jahre 1895 gegen Retzius, der von mir und der Mehrzahl der Autoren vertretenen Anschauung beigetreten war. Zimmermann (98) unterscheidet im allgemeinen drei Zonen in den Läppchen: eine centrale Zone mit radiär stehenden, unter sich nur hie und da zusammenhängenden Gallenkapillarnetzen mit kleinen, nur je eine Zelle enthaltenden Maschen; sämtliche in den Maschen desselben Netzes steckende Zellen bilden Zellebenen (Zellmauern) von mehr oder weniger grosser Ausdehnung, die nur sehr spärlich von Blutkapillaren durchbrochen werden; eine intermediäre Zone mit weniger reichlichen, nur eine Zelle enthaltenden Maschen, dagegen vielen, durch die auch je eine Blutkapillare geht; und eine periphere Zone, in der wiederum fast ausschliesslich engmaschige, je nur eine Zelle enthaltende Gallenkapillarnetze die Regel sind, die jedoch so unter sich verbunden sind, dass man in zwei auf einander senkrecht stehenden Schnittrichtungen Gallenkapillarnetze, resp. zusammenhängende, von Blutkapillaren nur spärlich durchbrochene Zellebenen von mehr oder weniger grosser Ausdehnung beobachtet. Diese Anordnung der Leberzellen lässt

sich mit einem Wabenwerk vergleichen, in dessen Lumina die hier fast ausschliesslich radiär verlaufenden Blutkapillaren stecken.

Alle diese Autoren haben daran teilgenommen, die von Retzius angegriffene Lehre von der Netzstruktur der Gallenkapillaren wieder in ihr Recht einzusetzen. Ob mit den zuletzt aufgezählten Publikationen sich wohl die Wogen von selbst wieder beruhigt hätten? Ich glaube nicht. Denn andere Beispiele haben gezeigt, dass die Ergehungen über ähnliche Irrtümer sich oft Jahrzehnte lang durch die Litteratur fortschleppen. Jeder der in das betreffende Arbeitsgebiet eintritt meint es sich schuldig zu sein, sein Scherflein zur Widerlegung der Irrlehre, welche er überall erwähnt findet, beizutragen oder doch zum mindesten einen Stein auf den Urheber derselben zu werfen. Dieser Vergeudung von Zeit und Kraft zu steuern steht in erster Linie in der Hand dessen, der die Irrlehre in die Welt gesetzt hat. Erfolgt von seiner Seite ein offenes Bekenntnis „ich habe mich geirrt", so verstummt die Frage gewöhnlich mit einem Mal und dies ist freudig zu begrüssen, denn dadurch wird die Arbeitskraft zahlreicher Forscher wieder frei und kann sich anderen wissenschaftlichen Aufgaben zuwenden. Es ist daher nach meiner Ansicht Pflicht eines jeden, der einen Irrtum publiziert hat, sobald er durch fremde Publikationen oder durch eigene Arbeit zur Einsicht seines Irrtums gekommen ist, sich nicht damit zu beruhigen, dass ja der Irrtum durch andere widerlegt sei, vielmehr hat er denselben selbst, sei es auch nur in einer gelegentlichen Bemerkung zurückzunehmen. Das schadet dem Betreffenden gewiss nicht, im Gegenteil wir müssen ein solches offenes Bekenntnis als ein hohes Verdienst anerkennen, da die Wissenschaft dadurch vielleicht ebensoviel gefördert wird, wie durch einen neuen bedeutenden Fund. Und so haben wir es mit Freuden zu begrüssen, (mögen andere in anderen Fragen diesem rühmlichen Beispiel nacheifern) dass Retzius (98) in der von ihm heraufbeschworenen Frage über die netzförmige Anordnung der Gallenkapillaren ein erlösendes Wort gesprochen hat, indem er sagte: „Bei der nun vorgenommenen Revision meiner Präparate, von denen viele noch gut anwendbar sind, bin ich zu der Überzeugung gekommen, dass ich, was die dichotomische Teilung der Kapillaren, ihre Endäste und Seitenäste betrifft, grösstenteils richtig beurteilt habe, in betreff der Maschen aber gar zu skeptisch gewesen bin." Und „Ich habe offenbar im allgemeinen zu junge Tiere untersucht und infolge dessen gar zu wenig Maschen gefunden". Retzius erkennt an, dass der Maschenbau der Kapillaren, den Hering und Eberth schon längst nachgewiesen hatten, sich viel weiter im Tierreich verbreitet findet, als er früher glaubte annehmen zu dürfen. Auch bei der Maus bestätigte er das Vorhandensein des netzförmigen Maschenbaues und

nennt als besonders eklatantes Beispiel hierfür die Leber von Sorex und Vespertilio.

Durch die Untersuchungen von Retzius und Braus erscheint es nunmehr festgestellt, dass die netzförmige Anordnung der Gallenkapillaren bei den niederen Wirbeltieren und in den früheren Entwickelungsstadien am wenigsten und bei den höchsten Tieren und im ausgebildeten Zustande am meisten entwickelt ist.

Die Ära der Frage: Netze oder nicht? liegt heute hinter uns und die Forschung an den Gallenkapillaren möge sich nun wieder anderen Zielen zuwenden.

Die Wand der Gallenkapillaren. — Es ist besonders durch die Untersuchungen von Geberg und R. Krause schon vor einigen Jahren entschieden worden, dass die Wand der Gallenkapillaren nur aus verdichtetem Ektoplasma der Leberzelle besteht, also nichts Selbständiges ist. Auch von Kupffer (99) findet in der Norm an den Leberzellen keine andere Hülle, als ihre eigene konsistentere Ektoplasmaschicht. Diese Anschauung wurde in diesen Berichten von mir wie von meinem Vorgänger als feste Errungenschaft der Wissenschaft angenommen. Darauf heute noch einmal zurückzukommen, veranlasst mich zunächst der Umstand, dass neuerdings Zimmermann (98) diese Anschauung noch weiter gefestigt hat, indem er in der Wand der Gallenkapillare mit der Eisenhämatoxylinmethode Kittleisten nachwies und zwar am Querschnitt jeder Gallenkapillare so viele als Leberzellen an dem Aufbau derselben sich beteiligen, so z. B. bei der Katze gewöhnlich zwei. Dasselbe liess sich bei verschiedenen anderen Säugetieren und beim Menschen konstatieren. Man wird also fast allgemein Zimmermann beistimmen, wenn derselbe die Ansicht ausspricht, dass die Gallenkapillaren zwischenzellige (intercelluläre) Sekretgänge sind, während Sekretvakuolen mit den Gallenkapillaren verbindende Gänge als binnenzellige (intracelluläre) Sekretkapillaren zu deuten sind (über letztere vergleiche den letzten Band dieser Ergebnisse pag. 102 ff.). Von R. Krause wurden früher netzebildende Linien in der Gallenkapillarwand gesehen, er erklärt jedoch die Netze für zu engmaschig für Zellgrenzen. Deshalb nimmt Zimmermann gegen Th. Cohn an, dass es sich in den von Krause gesehenen Bildern nicht um Kittleisten gehandelt habe.

Das Vorhandensein eines Schlussleistennetzes (Kittstreifen, vergl. darüber diese Berichte Band 6. pag. 120 f.) konnte Th. Cohn (97) für die erste Anlage der Leber aus dem paarigen Divertikel des Darmrohres, sowie für die späteren Entwickelungsstufen der grösseren Gallengänge und der Gallenblase leicht an der dem Lumen zugekehrten Seite der Epithelien nachweisen. Auch das Leberparenchym selbst findet sich an Stellen, die durch

Blutgefässe noch nicht zerklüftet sind und die auf den ersten Blick durchaus kompakt aussehen, von zahlreichen Kanälchen durchzogen, welche von echten Schlussleisten umsäumt sind. Diese Kanälchen sind die Gallenkapillaren. Es erscheinen die Gallenkapillaren also schon viel früher als bisher angenommen wurde (so z. B. beim sechstägigen Hühnchen), auch beim menschlichen Fötus aus dem sechsten Monat liessen sich solche nachweisen. In Widerspruch zu den an der Spitze dieses Abschnittes ausgesprochenen Anschauungen R. Krauses u. a. tritt Reinke (98). Derselbe geht aus von dem Gedanken, dass jede Leberzelle von einer feinen Membran, wie von einer Kapsel umgeben ist. Diese Kapsel steht in Verbindung mit Bindegewebszellen und färbt sich ebenso wie diese. Diese bindegewebigen Membranen umhüllen die ganzen Leberzellen, ähnlich wie anderswo die Membrana propria die ganzen Drüsen umgiebt, und bilden zugleich die Wandungen der Gallenkapillaren. Reinke erklärt die Bindegewebszellen, welche mit flügelförmigen Ausläufern die Leberzellen umscheiden für identisch mit den Zellen, welche die Lymphscheiden (Disse) bilden und hält diese Zellen für Lymphendothelien. Danach stellt sich die Leber dar als eine ungeheure Anhäufung einzelliger Drüsen, die von einer bindegewebigen Kapsel umgeben sind und deren Ausführungsgänge als Gallenkapillaren von diesen bindegewebigen Kapseln gebildet werden. Dadurch dass die Leberzellen, zu Strängen geordnet, zwischen den radiären Blutkapillaren liegen, kommt ein verästelt tubulöser Bau heraus.

Dieser Lehre Reinkes möchte ich folgendes gegenüberstellen. Ich habe die Auffassung, dass wir an Drüsenzellen allgemein Oberfläche, Seitenflächen und Basis zu unterscheiden haben. Die Oberfläche der Drüsenzelle begrenzt das Drüsenlumen, mit den Seitenflächen stossen die Drüsenzellen aneinander (oder an andere Epithelzellen bei einzelligen Drüsen) und mit der Basis grenzen die Drüsen an Bindegewebe (Membrana propria, Blutgefässe etc.) oder können letzteres wenigstens thun. Übertrage ich diese Verhältnisse auf die Leberzelle, so muss ich annehmen, dass von einer der Membrana propria anderer Drüsen ähnlichen bindegewebigen Membran nur an der Basis (also an der Blutgefässseite) der Leberzelle, nicht aber an der Wandung der Gallenkapillaren und an denjenigen Seiten der Leberzelle, welche einander berühren, die Rede sein kann. Wenn hier (an der Gallenkapillare und an den sich berührenden Seiten der Leberzelle) Bildungen vorhanden sind, welche als Membran bezeichnet werden müssen, so sind dieselben nicht mit Bindegewebszellen und Lymphendothelien in Beziehung zu setzen, sondern nur mit der Leberzelle selbst und es ist auch ihre Entstehung nur aus der letzteren abzuleiten. Diese meine Auffassung scheint mir die einzige mögliche zu sein, wenn wir

überhaupt fernerhin noch den Bau der Leber mit dem Bau anderer Drüsen vergleichen wollen.

Intercellularbrücken. — In der Leber will Kolossow mit seiner Methode die organische Verbindung der Drüsenzellen nicht nur mit einander, sondern auch mit der Wand der Blutkapillaren nachweisen. Die zwischen Leberzellen und Blutgefäss liegenden Lymphkapillarscheiden werden von Kolossow stillschweigend übergangen.

Sternzellen. — Im verflossenen Jahre hat von Kupffer (98 wieder das Wort ergriffen über die Sternzellen der Leber, welche von ihm vor 23 Jahren entdeckt worden sind. Es ist ja hinlänglich bekannt, welche verschiedene Deutungen diese merkwürdigen Zellen im Laufe der Jahre erfahren haben. Nicht am schlechtesten gestützt erschienen unter diesen Deutungen die namentlich von seiten der Pathologen vertretene Anschauung (v. Platen, Asch), dass die Sternzellen als perivaskuläre also auch zugleich als extravaskuläre Zellen aufzufassen seien, eine Auffassung, welche mit den eigenen früheren Angaben des Entdeckers übereinstimmen. Neuere Untersuchungen, unter denen besonders einmal solche an menschlichem Material, dann andere an durch Vergiftung anämisch gemachten Tieren ausschlaggebend waren, haben v. Kupffer dazu geführt, in den Sternzellen integrierende Bestandteile der Kapillarwand, also spezifische Gefässendothelien zu erkennen, deren centraler, den Kern führender Teil gewölbt in die Lichtung des Gefässes vorragt. Über die Bedeutung dieser Zellen äusserte sich v. Kupffer (98) in dem Sinne, dass es sich um globulifere (Erythrocyten haltende) fixe Zellen handelt, welche zur Hämatolyse in Beziehung stehen. Es entsteht so die Frage, ob von diesen fixierten globuliferen Zellen nicht etwa die bekannten freien globuliferen Zellen herzuleiten wären. Was für die Leber, könnte auch für die Milz gelten.

In seiner ausführlichen Abhandlung über die Sternzellen der Säugetierleber giebt v. Kupffer (99) eine eingehende Schilderung der Entstehung unseres Wissens über die Sternzellen und der technischen Fortschritte, welche damit Hand in Hand gingen. Er begründet ausführlich seine Überzeugung, dass die Sternzellen integrierende Bestandteile der Kapillarwand sind, die mit ihrem centralen, den meist sphärischen Kern enthaltenden Teile gegen die Lichtung gewölbt hervortreten. Die Sternzellen sind nicht perivaskuläre Zellen, sondern gehören dem Endothel der Pfortaderkapillaren an. Ferner kommt v. Kupffer zu folgenden Schlüssen Die an Goldpräparaten hervortretenden Sternformen sind durch die Anordnung des Protoplasmas um die Endothelkerne bedingt. Das Endothel dieser Kapillaren stellt wahrscheinlich ein Syncytium dar. Dieses Endothel

besitzt in hervorragendem Grade die Funktion der Phagocytose, es nimmt fein verteilte Fremdkörper aus dem Blute energischer auf, als es in anderen Organen der Fall ist. Ob und in welchem Umfange Leukocyten des Blutes bei dieser Phagocytose eine vermittelnde Rolle spielen, bleibt noch festzustellen. Wie Fremdkörper, so werden auch Erythrocyten aus dem strömenden Blute vom Endothel der Pfortaderkapillaren aufgenommen und in kleinere Partikel zerteilt. In welcher Weise, auf welchem Wege und in welcher Zeit die vom Protoplasma dieser Endothelien umschlossenen Substanzen weiter befördert werden, muss gleichfalls späterer Entscheidung vorbehalten bleiben.

In einem gewissen Einklang mit der v. Kupfferschen Beobachtung steht folgende Schilderung von Browicz (98 b). Derselbe beschreibt in den Blutkapillaren der Leberläppchen von Neugeborenen und Erwachsenen sowie von Hunden voluminöse längliche, dicht der Kapillarwand anliegende Zellen, „welche in das Lumen der Kapillaren hineinragen“. Das Cytoplasma ist fein granuliert. Die Zellen liegen der Kapillarwand dicht an, bilden jedoch keinen integrierenden Bestandteil derselben, da neben ihrem äusseren der Kapillarwand zugekehrten Rande die Kapillarwand sehr oft distinkt gesondert erscheint. Die Zellen bilden keinen kontinuierlichen Belag auf der Innenfläche der Kapillarwand, sondern erscheinen auf derselben in regelmässigen Abständen und sind nicht in allen Kapillaren zu sehen. Die Zellen enthalten sehr oft Leukocyten, Erythrocyten, Vakuolen und Pigmentschollen. Die Zellen dürften den von Silbermann gesehenen blutkörperchenhaltigen Zellen im Leberblute von Kindern bei Icterus entsprechen, welche auch Minkowski und Naunyn in den Leberkapillaren bei Enten und Gänsen vorgefunden haben und welche Löwit aus dem Lebergewebe des Frosches beschreibt. Die Rolle dieser Zellen scheint hauptsächlich eine farbstoffbildende zu sein.

Diese Browiczschen Zellen würden sich also von den v. Kupfferschen Sternzellen besonders dadurch unterscheiden, dass erstere keinen integrierenden Bestandteil der Kapillarwand bilden, was bei letzteren der Fall ist.

Eine wesentlich andere Deutung giebt Reinke (98) den v. Kupfferschen Sternzellen, indem er mit diesen die obenerwähnten von ihm beschriebenen den Leberzellen anliegenden Bindegewebszellen (Endothelien der Lymphscheiden) identifiziert. Dagegen erklärt v. Kupffer (99), dass seine Sternzellen mit den von Reinke beschriebenen Zellen, welche mit flügelförmigen Ausläufern Kapseln um die einzelnen Leberzellen lieferten und zugleich die Wandungen der Gallenkapillaren abgäben, nichts zu thun haben, wenn er auch nicht in Abrede stellen will, dass Fortsätze der

endothelialen Sternzellen durch die Dissesche Scheide hindurch mit Leberzellen in Kontakt treten können.

Muskulatur des Gallengangsystems. — Die Anordnung der Muskulatur des ausserhalb der Leber gelegenen Gallengangsystems bis zur Mündung in den Darm hat in diesem Jahre eine eingehende Untersuchung durch Hendrickson (98a) erfahren. Hendrickson, der auch über die ältere Litteratur gut unterrichtet ist, bediente sich besonders des Macerationsverfahrens und der einfachen Schnittmethode. Er untersuchte Hund, Kaninchen und Mensch und konstatiert bei diesen quer, längs und schräg verlaufende Muskulatur in der Gallenblase und im Ductus cysticus. Ebenso verhält sich der Ductus hepaticus bei Kaninchen und Mensch, während beim Hund hier nur längsverlaufende Muskulatur gefunden wurde. Im Ductus choledochus wurden die drei Schichten gleichfalls beobachtet, nur fehlten beim Kaninchen die schräg verlaufende. An der Vereinigungsstelle des Ductus cysticus, hepaticus und choledochus behält jeder Gang seine typische Struktur und die Wände eines jeden gehen allmählich in die des anderen über. Eingehende Besprechung erfährt endlich der bei Hund, Kaninchen und Mensch vorkommende Sphinkter am Duodenalteil des Ductus choledochus und die Anordnung der Muskulatur in der Valvula spiralis (Heisteri) des Menschen. In letzterer verlaufen die Querfasern des Ductus cysticus kreisförmig rings herum. Die Längsfasern biegen rechtwinkelig ab und laufen in die Valvula aus. Schrägverlaufende Fasern scheinen in die Valvula nicht einzutreten.

Gallenblasendrüsen. — Schiff (98) bespricht eingehend die ältere und neuere Litteratur über die Gallenblasendrüsen des Menschen und kommt auf Grund dieser Zusammenstellung zum Schlüss, dass sicher nicht in allen Gallenblasen Drüsen vorkommen, wie dies auch Koelliker schon betont hat. Ja es scheinen dieselben auch bei weitem nicht so häufig sich zu finden, wie man es nach Luschkas und der ihm folgenden Autoren Angaben glauben könnte.

Die Leber von Ammocoetes und Petromyzon. — Seit Schneider im Jahre 1879 die Angaben Rathkes über das Fehlen eines Gallenganges und einer Gallenblase bei Petromyzon und deren Existenz bei Ammocoetes bestätigt hat, sind diese Organe der Gegenstand öfterer Untersuchung geworden. Besonders sind die neuesten Untersuchungen von Holm (97) und Kuljabko (98) von Interesse, weil sie sich eingehender mit der Frage beschäftigen, wie die Thätigkeit der Leber nach Schwinden des Gallenganges zu denken ist. Holm findet, dass die Ammocoetesleber anfangs in ihrem Bau einer zusammengesetzt tubulösen Drüse am nächsten steht. Er verfolgt dieselbe weiter bis endlich bei Petromyzon

von centralgelegenen Sekretkapillaren sehr selten etwas zu sehen ist. Dagegen findet er hier ein die Zellbalken durchdringendes intercelluläres Sekretkapillarnetz, das jedoch von der Blutmasse durch die Kapillargefässmembran geschieden bleibt. Was die Funktion der Petromyzonleber betrifft, so denkt Holm zunächst an eine innere Sekretion (wie bei der Schilddrüse). Das von Holm beschriebene „intercelluläre Sekretkapillarnetz" erfordert weitere Untersuchung. Die Ergebnisse Kuljabkos wenigstens sprechen nicht für das Vorhandensein dieses Netzes. — Kuljabko (98) findet beim erwachsenen Petromyzon fluviatilis eine vollständige Atresie des Gallenganges samt allen seinen Verzweigungen und Gallenkapillaren. Wenigstens liessen sich letztere nach den gewöhnlichen Verfahren (Böhm, Chrzonszczewski, M. Heidenhain) nicht darstellen. Aber auch bei vollständiger Obliteration der Gallengänge hört die Bereitung der Gallenbestandteile in der Leber des Neunauges nach Kuljabko nicht auf und sie scheiden sich aus dem Organismus durch die Niere aus, und zwar so vollständig, dass keine ikterische Färbung der Gewebe entsteht, nur die Leber ausgenommen, welche eine sehr bedeutende Menge des Farbstoffes aufbewahrt. Wir haben hier also eine besondere Erscheinung, welche als „normale Cholurie" betrachtet werden muss.

IV.

Atmungs-Apparat.

Von

Albert Oppel, München.

Atmungsapparat der niederen Wirbeltiere — Äussere Form des Atmungsapparates der Säugetiere — Feinerer Bau des Atmungsapparates der Säugetiere (Drüsen des Atmungsapparates; Bindegewebe, elastische Elemente und Muskulatur des Atmungsapparates; Bau des Lungenläppchens des Menschen) — **Entwickelung des Atmungsapparates.**

Litteratur.

Albrecht, H. (97), Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Säugetier-Kehlkopfs. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 105. Abt. III. 96 pag. 7 Taf. 1897.

Bancroft, J. R. (97), The nasal organs of pipa americana. Bull. of the Essex Institute. Vol. 27. 1895. The Salem Press. Salem, Mass, 1897.

Bergeat, H. (97a), Über Asymmetrie der Choanen mit Vorweisung macerierter Schädel. Verh. d. Gesellsch. deutsch. Nat.-Ärzte. 68. Versamml. Frankf. a. M. 2. Teil. 2. Hälfte. pag. 397. 1897.

Derselbe (97b), Befunde im Naseninnern von skelettierten Rassenschädeln bei vorderer Rhinoskopie. Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. Bd. 6. H. 1. pag. 89—100. 1897.

Bethge, Emil (98), Das Blutgefässsystem von Salamandra maculata, Triton taeniatus und Spelerpes fuscus; mit Betrachtungen über den Ort der Atmung beim lungenlosen Spelerpes fuscus. 2 Taf. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63. H. 4. pag. 680—707. 1898.

Betti, Ugo Arturo (99), Dei rapporti della laringe colla colonna vertebrale nell' uomo: ricerche. Boll. d. malattie dell' orecchio, della gola e del naso. Anno 17. (Firenze tip. Cooperativa). (8 pag.) 1899.

Böhm, A. A. und Davidoff, M. v. (98), Lehrbuch der Histologie des Menschen einschliesslich der mikroskopischen Technik. 2. Aufl. 251 Abb. XIV. 411 pag. Wiesbaden 1898.

Boulai, Jean (96), Étude sur les vaisseaux veineux de la muqueuse nasale. Pseudotissu érectile. Paris. 4°. 96 pag. Thèse 1896.

Broom, Rob. (97), Note on the supposed nasal Valves of Ornithorhynchus. Transact. nat. Hist. Soc. Glasgow. N. S. Vol. 4. Part. 3. pag. 317—318. 1897.

Bruner, Henry L. (96), Ein neuer Muskelapparat zum Schliessen und Öffnen der Nasenlöcher bei den Salamandriden. Aus dem anat. Institut Freiburg i. B. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1896. Anat. Abt. pag. 395–412. 1 Taf. 1896.

Derselbe (97), New Nasal Muscles in the Reptilia. Anat. Anz. 13. Bd. pag. 219—232. 1897.

Couvreur, E. (98), Étude sur la respiration des Poissons. Mécanisme respiratoire chez les Cyclostomes. 2 fig. Ann. de la Soc. Linnéenne de Lyon. Année 1897 (nouv. sér.). Tom. 44. pag. 105–109. 1898.

Czyhlarz, Ernst R. v. (97), Über ein Pulsionsdivertikel der Trachea mit Bemerkungen über das Verhalten der elastischen Fasern an normalen Tracheen und Bronchien. (Senckenbergsches Institut zu Frankf. a. M.) Centralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. Bd. 8. pag. 721—728. 1897.

Eichler, E (98), Zur Frage: Sind Drüsen im wahren Stimmbande enthalten? 1 Figur. Arch. f. Laryngol. Bd. 7. H. 2 u. 3. pag. 462. 1898. (Berücksichtigt nach dem Ref. von W. Krause in Virchows Jahresber.)

Exner, Alfred (97), Kehlkopfnerven und die Funktion der Thyroidea. Arch. f. ges. Physiol. Bd. 68. pag. 100—109. 1897.

Ficalbi, Eugenio (99), Su alcuni vasi sanguiferi tegumentali di un anfibio (hyla viridis) e sui loro rapporti con derma e epidermide. Sperimentale (Archivio di Biologia) Anno LIII. Fasc. 1. 18 pag. 6 fig. 1899.

Foote, Ethelwyn (97), The extrabranchial Cartilages of the Elasmobranch, with 4 fig. Anat. Anz. Bd. 13. Nr. 10 u. 11. pag. 305–308 1897.

Fuchs-Wolfring, Sophie (98), Über den feineren Bau der Drüsen des Kehlkopfes und der Luftröhre. 1 Taf. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52. H. 4. pag. 735—761. 1898.

Dieselbe (99), Nachträgliche Bemerkungen zu meiner Abhandlung: „Über den feineren Bau der Drüsen des Kehlkopfes etc." Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54. H. 1. pag. 84—87. 1899.

Garel, J. et Collet, J. F. (97), Atlas stéréoscopique d'Anatomie du nez et du larynx. (Anat. norm. et pathol.) Paris 1897. Tom. XI. 19 pag. 30 pl. photogr. 1897.

Giacomini, C. (97a), La plica semilunaris e le larynx chez les singes anthropomorphes. Arch. ital. de Biol. Tom. 28. Fasc. 1. pag. 98–119. Turin 1897 (avec deux planches).

Derselbe (97b), La „plica semilunaris", e la laringe nelle scimmie anthropomorfe. 2 Taf. Giorn. d. R. Accad. di Torino. Nr. 7–9. 24 pag. 1897.

Göppert, Ernst (98), Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien. 4 Taf. u. 5 Fig. Morphol. Jahrb. Bd. 26. H. 2. pag. 282—329. 1898.

Goerke, Max (97), Beiträge zur Kenntnis der Drüsen in der Nasenschleimhaut. Inaug.-Diss. Breslau 1897 und Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50. pag. 547–562. 1897.

Guerrini, Guido (98), Sugli elementi elastici delle vie respiratorie superiori. 1 Tafel. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 15. H. 1. pag. 25—31. H. 2. pag. 33—69. 1898.

Guieysse, A. (98), Sur quelques points d'anatomie des muscles de l'Appareil respiratoire. 5 fig. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. norm. et path. Année 34. Nr. 3. pag. 419—432. 1898. (Berücksichtigt nach dem Ref. von W. Krause in Virchows Jahresber.)

Guye (98), Über die Plica vestibuli und das Ansaugen der Nasenflügel. Münch. med. Wochenschr. Nr. 26. 1898. (Berücksichtigt nach dem Ref. von W. Krause in Virchows Jahresber.)

Häcker, Valentin (98), Über den unteren Kehlkopf der Singvögel. 5. Fig. Anat. Anz. Bd. 14. Nr. 21. pag. 521—532. 1898.

Hansemann, David (99), Untersuchungen über die Entwickelung der Morgagnischen Taschen. 1 Taf. Arch. f. Laryngol. u. Rhinologie. Bd. 9. H. 1 pag. 81—85. 1899.

Hardiviller, A. de (96), La ramification bronchique chez le lapin. Bibliogr. anatom. Tom. 4. pag. 194—198 mit 4 Fig. 1896.

Hardiviller, A. de (97a), Les bronches éparterielles chez les mammifères et spécialement chez l'homme. Compt. rend. de l'acad. sc. 1897. Tom. 125. Nr. 5. pag. 315-319. Avec 3 fig.

Derselbe (97b), La ramification bronchique chez le lapin (suite). Bibliogr. anat. 5. Année. Nr. 1. 1897. pag. 17—31. Avec 6 fig.

Derselbe (97c), Homologation des bronches des poumons de lapin. Bibliogr. anat. 5. Année. pag. 32—39. 1897.

Derselbe (97d), Origines des bronches lobaires du mouton. Compt. rend. de la soc. de biolog. 1897. T. 4. Nr. 36. pag. 1002—1003 et Bibliogr. anat. Tom. 5. pag. 276—277. 1897.

Derselbe (97e), Développement des bronches principales chez le mouton. Compt. rend. soc. de biol. Tom. 4. Nr. 38. pag. 1040—1042. Avec une pl. 1054—1057. Avec 3 fig. 1897.

Derselbe (97f), Développement et homologation des bronches principales chez les mammifères (Lapin). 25 fig. Nancy, Berger-Levrault & Co. 1897. (71 pag.) Thèse, Lille 1897.

Hayek, M. (97), Über die Beziehungen zwischen Stirnhöhle und Siebbeinlabyrinth. Verh. d. Gesellsch. deutsch. Nat.-Ärzte. 68. Versamml. Frankfurt a. M. 2. Teil. 2. Hälfte. pag. 395—396. 1897.

Heller und Schrötter (97), Die Carina tracheae; ein Beitrag zur Kenntnis der Bifurkation der Luftröhre. Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-natur. Kl. Bd. 64. pag. 397—438. 5 Taf. 38 Textfig. 1897. (Ref. siehe diese Ergebn. Bd. 6. pag. 135.)

Henke, R. (98), Uvula Anomalien. 28 Fig. Monatsschr. f. Ohrenheilk., sowie f. Kehlkopf-, Nasen-, Rachen-Krankh. Jahrg. 32. Nr. 7. pag. 318—326. 1898.

Hildebrand (98), Über das Verhalten des Epithels im respiratorischen Teil der Nasenschleimhaut. Mitteil. aus den Hamburgischen Staatskrankenanstalten. Bd. 2. H. 1. pag. 25—28. 1898.

Huntington, G. S. (98), The eparterial bronchial System of the Mammalia. Science, N. S. Vol. 7. Nr. 174. pag. 520. 1898.

Derselbe (99), The eparterial bronchial System of the Mammalia. 14 Pl. Annals New York Acad. Sc. Vol. 11. Nr. 8. pag. 127—176. (May 17, 1898.) 1899.

Jacobs, Chr. (98), Über die Schwimmblase der Fische. 8°. Tübingen. Inaug.-Diss. Mit 1 kol. Taf. 1898.

Kallius, E. (97), Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Kehlkopfes. 3 Taf. Anatom. Hefte. Abt. 1. Arb. aus anat. Instituten. Bd. 9. pag. 301—363. Wiesbaden 1897.

Derselbe (98), Die Entwickelung des menschlichen Kehlkopfes. Verh. d. anat. Gesellsch. 12. Versamml. pag. 240—241. 1898.

Kolossow, A. (98), Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes, besonders der Drüsenepithelien und die erhaltenen Resultate. Mit 3 Taf. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52. pag. 1—43. 1898.

Laguesse, E. et Hardiviller, A. de (98a), Sur la topographie du lobule pulmonaire. 1 fig. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. Sér. 10. Tom. 5. Nr. 18. pag. 561—563. 1898.

Dieselben (98b), Sur la topographie du lobule pulmonaire de l'homme. 5 fig. Bibliogr. Anat. Tom. 6. pag. 125—142. 1898.

Lawrence (97), A Lung with abnormal Lobe. Proc. of the anat. soc. of great Britain and Ireland. pag. XXX—XXXI. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXXI. 1897.

Lendenfeld, R. v. (97a), Die physiologische Bedeutung der Lufträume bei den fliegenden Tieren. Biol. Centralbl. Bd. XVI. pag. 774—778. 1897.

Derselbe (97b), Zur physiologischen Bedeutung der Luftsäcke. Biol. Centralbl. Bd. 17. Nr. 12. pag. 439—440. 1897.

Leydig, F. (97), Zirbel und Jacobsonsche Organe einiger Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. 50. Bd. pag. 385—418. Mit 2 Taf. 1897.

Livini, F. (97), Intorno alla Struttura della Trachea. Ricerche di Istologia comparata.

1 Taf. Pubblic. R. Ist. Studi super. Firenze 1897. (48 pag.) (Ref. siehe diese Ergebn. Bd. 6. pag. 135 f.)

Lublinski, W. (99), Verdoppelung des Ligamentum glosso epiglotticum. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Jahrg. 33. Nr. 3. März. pag. 122—123. 1899.

Märtens, Max (97), Die Entwickelung der Kehlkopfknorpel bei einigen unserer einheimischen anuren Amphibien. 1 Taf. Anat Hefte. Abt. 1. Arb. a. d. anat. Inst. Bd. 9 pag. 389—417. Wiesbaden 1897.

Derselbe (98), Die Entwickelung des Knorpelgerüstes im Kehlkopf unserer einheimischen anuren Amphibien. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 12. Versamml. pag. 238—240. 1898.

Matthews, A. L. (98), A Case of a Supernumerary Lobe of the Right Lung. 1 Abbldg. Proceed. of the Anatom. Soc. of Great Britain and Ireland. February. pag. 34. 1898.

Meyer, E. (97), Zur Kenntnis der inneren Kehlkopfmuskeln des Menschen. Arch. f. Laryngologie. 1897. Bd. VI. II. Teil. 3. Heft. pag. 428—449. Mit 16 Taf.

Mihalkovics, Géza v. (96a), Die Entwickelung der Nase und ihrer Nebenhöhlen bei Säuglingen und beim Menschen. Pest. med.-chirurg. Presse. Jahrg. 32. Nr. 41. pag. 970. 1896.

Derselbe (96b), Über die anatomischen Verhältnisse der Nasenhöhlen und der Nebenhöhlen der Nase bei den höher organisierten Wirbeltieren. Pest. med.-chirurg. Presse. Jahrg. 32. Nr. 41. pag. 971. 1896.

Mihálkovics, V. v. (98), Nasenhöhle und Jacobsonsches Organ. Eine biologische Studie. Anat. Hefte. H. XXXIV—XXXV. pag. 1—108. Mit 11 Taf. u. 79 Fig. 1898.

Mudge, Geo (98), An interesting case of connection between the lungs and systematic circulatory system of an abnormal hepatic blood supply in a frog (Rana temporaria). 5 Fig Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 33. N. S. Vol. 13. Part. 1. October. pag. 54 bis 63. 1898.

Müller, Friedr. W. (97), Über die Entwickelung und morphologische Bedeutung der „Pseudobranchie“ und ihrer Umgebung bei Lepidosteus osseus. Mit 2 Taf. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49. pag 463—503. 1897.

Müller, O. (98), Untersuchungen über die Veränderungen, welche die Respirationsorgane der Säugetiere durch die Anpassung an das Leben im Wasser erlitten haben. Diss. Jena 1897. (76 pag.) 8°. In: Jen. Zeitschr. f. Naturw. 32. Bd. N. F. 25. Bd. pag 95 bis 230 mit Taf. III—IV. 1898

Muschold, A. (97), Stroboskopische und photographische Studien über die Stellung der Stimmlippen im Brust- und Falsettregister. (Nach Vortr. in der Berlin. laryngol, Ges. am 5. März.) Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. Bd. 7. H. I. pag. 1—21. 1 Taf. 17 Fig. 1897.

Neumayer, L. (98), Zur Histologie der Nasenschleimhaut. 1 Fig. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München. Bd 14 H. 1 u. 2. pag. 63—70. 1898.

Nicolas, A. (97), Appareil respiratoire: Larynx, Trachée, Poumons, Plèvres. In Testut's Traité d'anatomie. Tom. IV. 2 fasc. 1897.

Nicolas, A. und Dimitrova, Z. (97), Note sur le développement de l'arbre bronchique chez le mouton. Compt. rend. Soc. Biol. 1897. 10 Sér. Tom. IV. pag. 1019—1021.

Platt, Julia B. (97), The development of the Cartilaginous Skull and of the branchial and hypoglossal Musculature in Necturus. Morphol. Jahrb. 25. Bd. pag. 377—464. Mit 3 Taf. 1897.

Przewoski, E. (97), Über Divertikel der Trachea. Ein Beitrag. z. normalen u. pathol. Anatomie d. Atmungswege. (Polnisch.) Denkschr. d. Warschauer Ärztevereins. 1897. Bd. 93. pag. 557—606. 3 Taf.

Derselbe (98), Über die Divertikel der Trachea. Beitrag zur normalen und pathologischen Anatomie der Atmungsorgane. Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. Bd. 8. H. 3. pag. 422 bis 461. 1898.

Reinke, Fr. (97), Über die funktionelle Struktur der menschlichen Stimmlippe mit besonderer Berücksichtigung des elastischen Gewebes. 1 Taf. Anat. Hefte. Abt. 1. Arb. aus d. anat. Inst. Bd. 9. pag. 103—116. Wiesbaden 1897.

Renault (97), De la région sous-glottique du larynx. Anatomie. Thèse de Paris. 1897. (Auch erschienen Bordeaux 1896.).

Richter, O. (97), Zur Untersuchung des Nasenschleims. Zeitschr. f. angewandte Mikrosk. Bd. 3. H. 2. pag. 42—44. 1897.

Ridewood, W. G. (97), Note on the extrabranchial Cartilages of Elasmobranch. Anat. Anz. Bd. 13. Nr. 18 pag. 499—501. (Historical oversights of White: Anat. Anz. Bd. 12. pag. 158 and Foote ibid Bd. 13. pag. 305—308.) 1897.

Rovere, Della D. (97), Rara anomalie del pulmona destra. Decorso anormale della grande vena azigos. Giorn. R. accad. di Med. di Torino. Anno 60. Nr. 2. pag. 95—102. Torino 1897. (con tavol.)

Saint Remy, S. (97), Recherches sur le diverticulum pharyngien de Seessel. Arch. d'anat. microsc. 1897. Tom. I. Nr. 1. pag. 129—136. Avec 1 pl. 1897.

Schaffner, Gustav (98), Über den Lobus inferior accessorius der menschlichen Lunge. 1 Taf. 25 pag. Inaug.-Diss. Basel 1897/98, auch Virchows Arch. f. pathol. Anatomie. Bd. 132. H. 1. pag. 1. 1898.

Scheier (97), Über die Photographie der Nase und des Kehlkopfes mittels Röntgenstrahlen. Verhandl. d. Ges. deutsch. Ärzte. 69. Versamml. Frankfurt a. M. II. Teil. 2. Heft. pag. 416—420. 1897.

Schiefferdecker (96), [Einige Befunde bei der] Untersuchung der menschlichen Nasenschleimhaut. Sitzungsber. niederrhein. Ges. Nat.-Heilk. Bonn 1896. Hälfte 1. Med. Sekt. pag. 2—12. 1896.

Simmonds, M. (97), Die Formveränderungen der Luftröhre. Jahrb. d. Hamburgischen Staatskrankenanstalten. Bd. V. 1895/96. Hamburg und Heipzig 1897. pag. 312—325.

Spencer, B. (98), Der Bau der Lungen von Ceratodus und Protopterus. 2 Taf. u. 3 Fig. Denkschr. d. med.-naturw. Gesellsch. Jena. Bd. 4. Lief. 2. (8 pag.) 1898. Mit 2 Taf. u. 3 Fig.

Spuler, Arnold (96), Über Bau und Entstehung des elastischen Knorpels (darunter Struktur des hyalinen Teiles des Arytänoidknorpels). Sitzungsber. d. phys.-med. Soc. Erlangen. 1896. H. 27. pag. 88—103.

Steinlechner, Max (98), Über das histologische Verhalten der Kehlkopfmuskeln in Bezug auf das Semonsche Gesetz. Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. Bd. 8. H. 1. pag. 177 bis 180. 1898.

Steinlechner, M. und Titel, C. (97), Der Musculus ventricularis des Menschen. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. CVI. Abt. III. Mai 1897. pag. 1—17. 2 Taf.

Stephanis, F., Zwei Fälle von abnormem Verhalten des Bronchialbaumes. Beilage zu Nr. 11. d. Tagebl. z. VI. Versamml. russ. Ärzte in Kiew. (Ref. siehe im letzten Band dieser Ergebnisse pag. 592 ff.)

Stieda, L. (97), Über ein neues Kehlkopfmodell. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 11. Versamml. in Gent vom 24.—27. April 1897. pag. 15—16.

Symington, J. (98a), The Larynx in Marsupials, Cranio-cerebral Topography etc. (R. Acad. of Med and Physiol.) The Dublin Journ. Vol. 105. pag. 447. 1898.

Derselbe (98b), The marsupial larynx. Journ. of anat. Vol. XXXIII. Part. 1. pag. 31—49. With 8 fig. 1898.

Teichmann, L. (96), Die Lymphgefässe bei entzündlichen Prozessen seröser Häute, ferner der Lungen und der Leber. Deutsch. Auszug in Anzeiger d. Akad. d. Wiss. in Krakau. pag. 356—363. Okt. 1896. Krakau 1896.

Vaughan, Arthur Ellis (99), Persistence of branchial cleft. Brit. med. Journ. 21. Jan. 1899. pag. 148.

Wiedersheim, R. (98), Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Für Studierende bearbeitet. 4. Aufl. Jena, Gustav Fischer. 559 pag. 1898.

Wilmart, L. (97), Du poids spécifique du parenchym pulmonaire humain. La Clinique. 1897. Nr. 8. 4 pag.

Woinitsch-Ssjánoshensky (97), Ein Beitrag zur normalen Anatomie der vorderen Pleuragrenzen beim Menschen. St. Petersburg 1897. 8°. 139 pag. Mit 32 Textfig. Dokt.-Diss. d. militär-med. Akad. zu St. Petersburg. (Ref. siehe im letzten Band dieser Ergebnisse pag. 594 ff.)

Woskressensky (98), Untersuchung der Lungen und Bronchialdrüsen auf Silikate. Centralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. Bd. 9. Nr. 8 u. 9. pag. 296. 1898.

Zimmermann, K. W. (98), Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. 3 Taf. u. 14 Fig. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52. H. 3. pag. 552–706. 1898.

Der Respirationsapparat hat zuletzt im sechsten Band dieser Ergebnisse (für 1896) eine Besprechung gefunden. Ich habe daher in die an die Spitze gestellte Litteraturübersicht die mir bekannt gewordenen einschlägigen Arbeiten besonders aus den beiden Jahren 1897 und 1898 eingereiht. Für die Anordnung des Stoffes der folgenden Besprechung waren dagegen in erster Linie die Ergebnisse der Arbeiten aus dem Jahre 1898 massgebend, wenn auch an manchen Stellen auf ältere Arbeiten zurückgegriffen wurde.

Atmungsapparat der niederen Wirbeltiere.

Der Atmungsmechanismus der Fische ist bisher nur genauer bei den Teleostiern untersucht worden, welche eine einheitliche und mit einem Operculum versehene Kiemenhöhle besitzen. Man weiss, dass bei diesen Tieren das Wasser während der Einatmung in die Kiemenhöhle durch den dann offenen Mund und durch die Opercularspalte austritt (vergl. darüber Bert, P., Physiologie comparée de la respiration. Paris 1870 p. 222 ff.). Für Selachier und Cyclostomen, deren Atmungsapparat einen ganz verschiedenen Bau zeigt, gaben die Untersuchungen von Bert, Duméril und Duvernoy nur ungenügende Auskunft. Couvreur (98) hat nun die Frage bei Petromyzon fluviatilis (auch Ammocoetes) untersucht und kommt zum Resultat, dass bei der Inspiration das Wasser in die Kiemensäcke zugleich durch die Spiracula und die Oscula eindringt, bei der Exspiration allein durch die Spiracula austritt.

Blutgefässe im Epithel der Mundhöhle. — Bethge (98) findet, dass im Ösophagus von Urodelen die subepitheliale Lage desselben reichlich von Blutkapillaren durchsetzt ist, dass aber diese Kapillaren bei Salamandra und Spelerpes auch zwischen das Epithel eindringen, während dies bei Triton nicht der Fall ist. Bethge bestätigt die Angaben Maurers

über Blutgefässe im Epithel der Mundschleimhaut (siehe darüber diese Ergebnisse Band 7 pag. 39 f.) für Salamandra und stellt für Triton taeniatus ein gleiches Verhalten, wie Maurer für Triton alpestris fest. Bei Spelerpes breiten sich die Kapillaren zwischen den Zellen der basalen Lage aus und treiben Ausstülpungen zwischen die mittleren Zelllagen hinein, die häufig bis an die oberste Schicht heranreichen. Auch Bethge identifiziert diese Verhältnisse mit den Beale-Langerschen Divertikeln. Bethge glaubt demnach, dass bei Salamandra maculata Atmung möglich ist in der Lunge, im Ösophagus, in der Mundhöhle und durch die Haut, und dass beim Triton taeniatus die Atmung im Ösophagus fehlt oder wenigstens unwesentlich ist.

Der Spelerpes, welchem die Lungenatmung fehlt, besitzt eine ausgedehnte Hautatmung (welche Camerano für unwesentlich hielt) während die Oberfläche des Kapillarnetzes, das im Mund und Ösophagus der Aufnahme von Sauerstoff fähig ist, äusserst klein ist; sie stellt nicht den vierten Teil der Oberfläche des Hautnetzes dar, wird aber allerdings durch die Divertikelbildung vermehrt. Auch die Betrachtung der Verhältnisse der grösseren Gefässe, welche Blut zu diesen verschiedenen Atmungsstätten bringen und ableiten, führen zum Schluss, dass die Hautatmung für Spelerpes fuscus sehr wichtig sein muss. Beide Atmungsweisen (Hautatmung und Buccopharyngealatmung) sind nötig, um das Leben des Tieres zu ermöglichen.

Ficalbi (99) betont auf Grund seiner Untersuchungen der Haut von Hyla viridis besonders, dass die Blutgefässe in topographisch-anatomischer Hinsicht zwar als intraepidermale bezeichnet werden können, aber in histologischer Hinsicht durch ihre histologische Beziehung zur Epidermis, zum Bindegewebe sind sie dermal und lassen nicht ein wahres vaskularisiertes Epithel entstehen.

Die neue Auflage des Wiedersheimschen (98) Grundrisses enthält einen interessanten am Ende mit E. Gaupp gezeichneten Passus über den Atmungsmechanismus der Amphibien. Beim Frosch würde es sich darnach folgendermassen verhalten. Da Rippen und Zwerchfell fehlen, so können die Lungen nicht durch Ansaugen mit Luft gefüllt werden. Anstatt eines Saugmechanismus besteht ein Druckmechanismus. Bei gewöhnlicher Atmung finden alle Respirationsbewegungen des Frosches bei fest geschlossenem Munde statt, wobei der Tonus der in den Lippensäumen vorhandenen glatten Muskulatur sicherlich eine Rolle spielt. Die Luft streicht hierbei nur durch die Nasenlöcher hin und zurück. Dies geschieht bei geschlossenem Aditus laryngis, offenen Nasenlöchern und unter Bewegungen der Kehlgegend. Letztere schaffen also keine Luft in die Lunge,

sind also von der eigentlichen Lungenatmung unabhängig. Sie stehen vielmehr im Dienst einer Mundrachenhöhlen-Respiration. Daneben bestehen aber eigentliche Atembewegungen, welche die Luft in die Lungen pumpen, und welche sich, je nach Bedürfnis in unregelmässigen Intervallen vollziehen. Man kann die Atembewegungen des Frosches in drei Phasen zerlegen:

a) Aspiration, die Aufnahme von Luft durch die geöffneten Nasenlöcher in die bezüglich ihrer Blutversorgung ähnlich wie bei lungenlosen Urodelen sich verhaltende Mundrachenhöhle, durch Erweiterung derselben bei geschlossenem Aditus laryngis.

b) Exspiration eines Teiles der in den Lungen enthaltenen Luft bei geöffnetem Aditus laryngis, hauptsächlich durch Kontraktion der Bauchmuskeln.

c) Inspiration, die unmittelbar auf die Exspiration folgt. Durch Verengerung der Mundrachenhöhle bei geschlossenen Nasenlöchern und geöffnetem Aditus laryngis wird in dieser Phase die Luft aus der Mundrachenhöhle in die Lungen gepresst.

Der Atmungsmodus der lungenatmenden Salamandrinen ist der des Frosches wesentlich gleich.

Der untere Kehlkopf der Singvögel. — Häcker (98) hat eine genaue Beschreibung des unteren Kehlkopfes der Singvögel gegeben. Er schildert den inneren Bau des Syrinx besonders an parallel zur vorderen und hinteren Halswand geführten Schnitten und betrachtet die durch Verschmelzung der untersten Trachealringe gebildete Trommel und den Steg auch hinsichtlich der histologischen Details so besonders der Anordnung des elastischen Gewebes eingehend. Ebenso wie im Larynx der Säugetiere wechselt auch im Syrinx der Vögel der Epithelcharakter an den schwingenden Teilen in ähnlicher Weise. So geht an der Membrana tympaniformis externa des Syrinx das mehrschichtige Cylinderepithel der Schleimhaut in ein einschichtiges, aus kubischen oder sogar platten Zellen bestehendes Epithel über.

Äussere Form des Atmungsapparates der Säugetiere.

An der äusseren Nase erwähnt Guye (98) eine Plica alae, ihr gegenüber inwendig eine Plica vestibuli und schlägt für die zwischen dieser Schleimhautfalte und dem Septum nasi freibleibende Spalte als neuen Namen, Rima vestibuli, vor. Bei Verbiegungen des Septum wird letztere besonders eng.

Im Gegensatz zu den verschiedenen Ansichten der Autoren kommt Przewoski (98) zum Resultat, dass eine gesunde, d. h. nicht pathologisch veränderte Luftröhre vom Menschen einen Cylinder darstellt, der in seiner ganzen Länge denselben Querdurchmesser beibehält. Da jedoch häufig pathologische Veränderungen vorliegen, so sind solche Luftröhren nicht leicht zu finden.

Lublinski (99) beschreibt einen Fall von abnormer Verdoppelung des Ligamentum glosso-epiglotticum medium. Während sich gewöhnlich die Membrana pharyngis elastica medianwärts und auf jeder Seite, also an drei Stellen zu einer flachausgeschweiften Falte erhebt, um mit der Pars suprahyoidea des Kehldeckels in Verbindung zu treten, that sie dies in diesem Falle vier mal.

Menschliche Lunge, Lobus inferior accessorius. — Beim Menschen findet man ziemlich häufig, vor dem Ansatz des Lig. pulmonale gelegen, an der Unterfläche des einen oder anderen Unterlappens, seltener beider, einen mehr oder weniger deutlich abgegrenzten Lappen. Es ist das der von Rektorzik beschriebene Lobus inferior accessorius. Schaffner (98) hat 105 menschliche Lungen auf das Vorkommen dieses Lappens untersucht und denselben 46 mal rechts vorhanden oder angedeutet, 50 mal links vorhanden oder angedeutet gefunden. Unter 210 Lungen, links und rechts zusammen, war der Lappen 96 mal vorhanden oder angedeutet = 45,71 %. Schaffner kommt zu folgenden Schlüssen: Der Lobus inferior accessorius ist ein ziemlich konstantes, nahezu in der Hälfte der Lungen vorkommendes Gebilde beider Lungen. Der Lobus inferior accessorius wird rechts konstant vom Herzbronchus allein versorgt und entspricht deshalb genau dem Herzlappen der Tiere. Der Lobus inferior accessorius wird links immer vom inneren Ast des II. Ventralbronchus versorgt. Der Herzbronchus ist ein selbständiger, nur rechtsseitig vorkommender Seitenbronchus. Die Verzweigung des Bronchialbaumes geschieht nach streng monopodischem Typus.

Anpassung der Bronchen ans Wasserleben. — O. Müller (98) findet, dass mit fortschreitender Anpassung an das Leben im Wasser die Ventralbronchen mehr und mehr zurückgeschoben werden und dass an ihre Stelle im oberen Abschnitt der Lungen die Dorsalbronchen treten, welche sich in immer zunehmender Zahl über die ventralen Bronchen hinaus, nach der Bifurkation zu selbst bis auf die Trachea hinauf begeben. Ferner kommt es unter dem Einfluss des Wasserlebens zu einem Schwund eines Lungenlappens, des sog. Lobus infracardiacus. Dies äussert sich natürlich auch am Bronchialbaum. Wir sehen, dass der Träger dieses Lungenabschnittes, der Bronchus cardiacus, immer mehr und mehr verkümmert

und schliesslich bei den Walen ganz schwindet. Bei Phoca, welcher der fragliche Lappen ebenso wie den Walen bereits fehlt, waren noch Spuren des Herzbronchus nachweisbar. Endlich gehört hierher die Abplattung der Luftröhre und der Schwund des membranösen Teiles derselben. Die Ringe werden (im Zusammenhang mit der Reduktion der Halswirbelsäule) einander genähert und verschmelzen sogar miteinander (Lutra, Enhydra, Phoca). Erst bei weiter gehender Verkürzung dürften, nach den Befunden bei den Walen zu schliessen, auch die Knorpel in Mitleidenschaft gezogen werden. In dem bei Phoca, in noch höherem Masse bei Sirenen und Walen beobachteten Auftreten spiralartig angeordneter Knorpelreifen haben wir es mit einer direkten Anpassungserscheinung zu thun, die gleichfalls bezweckt, die Luftröhre und besonders die Bronchen gegen hohen Druck widerstandsfähiger zu machen, sowie die Elastizität der Lungen zu erhöhen. Die ventralen Unterbrechungen der Trachealringe bei den Walen sind dagegen wohl als ursprüngliche Verhältnisse aufzufassen.

Feinerer Bau des Atmungsapparates der Säugetiere.

Drüsen des Atmungsapparates.

Die Drüsen des Atmungsapparates wurden in den letzten Jahren von mehreren Seiten untersucht und ich möchte hier die Resultate von Goerke, Neumayer, Schiefferdecker (Drüsen der Nase), Frau Fuchs-Wolfring, Kolossow und Zimmermann (Drüsen des Kehlkopfs und der Luftröhre) besprechen.

Goerke, Neumayer und Schiefferdecker kommen zu recht verschiedenen Resultaten, welche zum Teil ihre Erklärung darin finden mögen, dass Goerke die Nasendrüsen des Hundes, die beiden anderen Autoren diejenigen des Menschen untersucht haben.

Goerke (97) findet in der respiratorischen Nasenschleimhaut des Hundes, welche er an den verschiedensten Stellen untersuchte, zwar zahlreiche Becherzellen im Epithel, aber keine einzige Schleimdrüse (von denen einige Autoren berichten), vielmehr teilt er die Sekretionsapparate der Nasenschleimhaut des Hundes folgendermassen ein.

I. Oberflächlich gelegene Formen:
  a) Becherzellen,
  b) verschleimte Zellen in Einstülpungen des Flimmerepithels.

II. In der Tiefe gelegene Drüsen:
  c) Bowmansche (tubul. Drüsen),
  d) acinöse seröse Drüsen mit einfachen Ausführgängen,
  e) parotisähnliche Drüsenkomplexe.

Letztere, welche Goerke neu beschreibt, fanden sich nur in der Seitenwand zwischen den Muscheln. Die Drüsenzellen sind gekörnt und die Zellen der Ausführgänge mittlerer Grösse sind in ihrer peripheren Hälfte zerfasert, ganz ähnlich wie es von den Speichelröhren beschrieben ist. Neben den Stäbchenausführgängen sieht man andere mit glattem kubischem Epithel und Schaltstücke mit ganz flachem Epithel.

Nach Schiefferdecker (96) sind die tubulösen Drüsen der respiratorischen Abteilung der menschlichen Nase richtige Schleimdrüsen (nicht seröse Drüsen wie A. Heidenhain, und auch nicht gemischte Drüsen wie Stöhr und Paulsen annahmen). Er findet alle Übergänge von der fast oder auch ganz schleimleeren bis zu der fast oder ganz schleimerfüllten Drüse. Während aber die Drüsen der Mundhöhle durchschnittlich eine sehr grosse Zahl von schleimgefüllten Zellen aufweisen, zeigen die Drüsen der Nasenschleimhaut durchschnittlich nur wenig Schleimzellen. „Die Drüsen des Kehlkopfes und der Trachea stimmen mit jenen der respiratorischen Nasenschleimhaut überein."

Schiefferdecker nimmt also auch in Kehlkopf und Trachea Schleimdrüsen an, während es sich hier nach Frankenhäuser, Frau Fuchs-Wolfring und Zimmermann, wie wir nachher sehen werden, um gemischte Drüsen handeln würde. Aber nicht nur für Kehlkopf und Trachea haben Schiefferdeckers Angaben Widerspruch gefunden, sondern auch an dem hauptsächlich von ihm untersuchten Objekt (der menschlichen Nase) kommt Neumayer zu anderen Resultaten.

Neumayer (98) untersuchte die Drüsen in der Regio respiratoria der menschlichen Nase. Die hier beim Menschen sehr zahlreichen Becherzellen geben zu einer eigentümlichen Gruppierung des Flimmerepithels Veranlassung: es umgrenzen nämlich Becherzellen in kontinuierlicher Reihe eine grössere Anzahl von Flimmerepithelien, sodass Inseln dieser durch pallisadenartig angeordnete Schleimzellen entstehen. Die zusammengesetzten Drüsen der beiden unteren Muscheln sind gemischter Natur, sie haben neben Schleimdrüsenalveolen mit Halbmonden solche, deren Epithel niedriger, schmäler erscheint, weniger granuliert ist und keine Färbung mit Schleimfarbstoffen annimmt. In der Schleimhaut zwischen oberer und mittlerer Muschel sowie zwischen dieser und unterer finden sich ebenfalls gemischte Drüsen. Auch die Drüsen des Nasenbodens, welche Neumayer als acinöse Drüsen bezeichnet, gehören dem gemischten Typus an. Interessant ist, dass die Randzellen der Drüsen der Nasenschleimhaut, wie Neumayer findet, sich auch und zwar in verschiedener Intensität mit Farbstoffen (Mucikarmin) färben, welche als spezifisch schleimfärbend gelten.

Eine acinöse Drüse im Lig. vocale des Kehlkopfes beschreibt Eichler (98). Sie hat 3,5 mm Länge, 1 mm Dicke, und einen langen Ausführgang. Eichler glaubt, dass nicht alle sich überzeugen lassen werden, dass eine solche Drüse daselbst vorhanden ist. Sie sass in einer pathologischen Geschwulst und Eichler giebt nicht an, ob sie beiderseits vorhanden war, obwohl zwei symmetrische Tumoren bei dem betreffenden 30jährigen Manne durch das Messer entfernt worden waren.

Frau Fuchs-Wolfring (98) untersuchte den feineren Bau der Drüsen des Kehlkopfes und der Luftröhre bei Ratte, Kaninchen, Meerschweinchen, Katze, Hund und Mensch und kommt zu folgenden Schlussfolgerungen: Die Drüsen des Kehlkopfes und der Luftröhre sind gemischte Drüsen, was, ausser durch verschiedene andere Merkmale, vor allem durch das Vorhandensein von Sekretkapillaren in den serösen und das Fehlen derselben in den Schleim absondernden Drüsenschläuchen nachgewiesen wird. An diesen Drüsen liessen sich die verschiedenen Funktionszustände der Schleim absondernden Zellen oft schon an einem und demselben Drüsenschlauch leicht verfolgen, indem sich Zellen in allen Stadien, vom rein schleimhaltigen angefangen bis zum rein protoplasmatischen fanden. Die serösen Drüsenschläuche ergiessen ihr Sekret zum grössten Teil in die Schleimgänge, nur die Präparate vom Kaninchen lassen vermuten, dass bei diesem Tiere seröse Drüsen mit eigenen Ausführgängen vorkommen. Bei allen untersuchten Objekten fanden sich neben selbständigen serösen Drüsenalveolen auch Randzellenkomplexe (Giannuzzische Halbmonde) von serösen Zellen, an denen ebenfalls Sekretkapillaren nachzuweisen sind. An Präparaten von pilokarpinisierten Tieren boten sämtliche Drüsen ein Bild starker Erschöpfung: die Drüsenzellen erscheinen niedrig, protoplasmatisch, die Lumina weit. Die Schleimgänge bei der Katze und die Sekretkapillaren beim Kaninchen sind enorm erweitert. Das Bindegewebe ist von zahlreichen Lymphkörperchen durchsetzt.

Nachträglich setzt Frau Fuchs-Wolfring (99) ihre Funde zu den Untersuchungen Frankenhäusers in Beziehung, welcher ebenfalls das Vorhandensein von zweierlei Drüsentypen in der Trachea konstatiert hatte. Dass es sich dabei um gemischte Drüsen handelt, wurde durch den von Frau Fuchs-Wolfring erbrachten Nachweis des Vorhandenseins von Sekretkapillaren festgestellt.

Zimmermann (98) rechnet die Drüsen der Epiglottis und der Trachea des Menschen unter die zugleich Speichel und Schleim absondernden Drüsen („Schleim-Speicheldrüsen“), indem er die in diesen Drüsen vorkommenden Randzellen als Zellen sui generis erkennt, welche nur seröses Sekret und nie Schleim liefern.

Auch in den einfachen Schleimdrüsen der Luftwege findet Kolossow (98) die von ihm an anderen Drüsen beschriebenen Elemente, welche ohne Zweifel den von Boll und anderen beschriebenen Bindegewebszellen (sog. Korbzellen) der Membrana propria entsprechen, jedoch nach Kolossow keineswegs solche darstellen, sondern den bekannten, von Koelliker entdeckten muskulösen Elementen der Schweissdrüsen gleich bedeutend sind. In den Drüsen der Luftwege ist diese Ähnlichkeit besonders deutlich.

Bindegewebe, elastische Elemente und Muskulatur des Atmungsapparates.

In diesem Kapitel habe ich besonders über die zahlreichen Untersuchungen der Anordnung des elastischen Gewebes des Atmungsapparates zu berichten, welche vermittelst verschiedener Methoden (van Gieson Weigert und Orcëin nach Tänzer-Unna) mit im ganzen übereinstimmenden Resultaten angestellt wurden.

Die im respiratorischen Teile der menschlichen Nase vorkommende Basalmembran enthält nach Schiefferdecker (96) diese Membran durchbohrende Kanälchen „Basalkanälchen“. Die Basalmembran geht nur soweit, als das Flimmerepithel geht. Die elastischen Fasern dringen niemals in die Membran ein. Die Basalkanälchen wurden zuerst gesehen von Heiberg, dann von Chatellier. Die Basalkanälchen lassen Flüssigkeit hindurchtreten, deren Hauptbedeutung darin liegt, die Oberfläche des Flimmerepithel fortdauernd gleichmässig feucht zu erhalten. Auch die Leukocyten wandern durch die Kanälchen durch, da die Basalmembran einen relativ festen Abschluss für die Aussenfläche des Bindegewebes bildet. Die Basalmembran ist eine bindegewebige Bildung.

v. Czyhlarz (97) untersuchte (Färbung nach van Gieson und Weigert) das Verhalten der elastischen Fasern an normalen Tracheen und Bronchien des Menschen. Unter dem Epithel liegt eine ganz dünne, übrigens sich nicht konstant vorfindende Schicht zarter, wenig gewellter elastischer Fasern, die senkrecht zur Verlaufsrichtung der Organe verlaufen. Etwas darunter in der Mukosa, oft durch feine Fasern mit der ersten Schicht verbunden, findet sich eine starke kontinuierliche Schicht dicker, längsverlaufender elastischer Fasern, die sich dann nach aussen in zerstreute, ziemlich dicke Fasern auflöst. Die kompakte zweite elastische Schicht hat an der Trachea eine Dicke von 30—40 μ, in den Bronchien ist sie entsprechend dünner. Diese Schicht wird von den Ausführgängen der Drüsen und dem diese begleitenden Bindegewebe durchbrochen. Die Ausführgänge der Drüsen werden von einer fast unmittelbar unter der Basalmembran der Epithelzellen liegenden dünnen Schicht elastischer Fasern,

die zum Teil der Richtung des Ausführganges parallel verlaufen, zum Teil aber cirkulär angeordnet sind, umgeben. Ebenso sind die Drüsenschläuche selbst von unmittelbar unter der Basalmembran liegenden zarten elastischen Fasern umgeben. In der Muskelschicht finden sich sehr zahlreiche feine, in der Richtung der Muskelfasern verlaufende elastische Fasern, die am Rande der Muscularis meist eine Verdichtung zeigen. Dicht am Rande des Knorpels liegen in dem ihn umgebenden Bindegewebe, teilweise längs, teilweise quer getroffene elastische Fasern von mittlerer Dicke. In der hyalinen Knorpelgrundsubstanz sieht man gleichfalls zahlreiche dünne elastische Fasern (Immersion), welche ein zartes Netz bilden, das die Knorpelhöhlen umspinnt. Die Anordnung der elastischen Fasern ist eine analoge, wie wir sie beim sogenannten elastischen Knorpel finden, sodass nach diesem Befunde der Unterschied zwischen dem elastischen und dem hyalinen Knorpel ein bloss quantitativer wäre. Nicht jeder hyaline Knorpel zeigte dieses Bild, sondern nur an einigen Stellen in den Randpartien.

Guerrini (98) untersuchte die elastischen Elemente der oberen Luftwege des Menschen vermittelst Orcëinfärbung und kommt zu folgenden Schlüssen. Epiglottis, Trachea und Larynx sind reich an elastischen Elementen, besonders im Perichondrium, im interglandulären und intermuskulären Bindegewebe, in den Bändern und in der Mukosa, und Guerrini beschreibt die Menge und Anordnung der Fasern an diesen verschiedenen Fundstellen eingehend. Zu einem kompakten Filz vereinigte elastische Elemente können eine Schicht bilden, welche zwischen einer Drüsenzone und einer Muskelzone scheiden oder zwischen zwei Muskelzonen, in der die Elemente in verschiedenen Richtungen verlaufen. Auch im oberen Stimmband finden sich elastische Züge gespannt wie eine Saite zum Bogen des Schildknorpels. In der Mukosa sind die elastischen Elemente in zwei Schichten angeordnet: einer tiefen, die als unregelmässiges Netz von Bündeln oder einzelnen Elementen gebildet wird; die andere, die direkt unter dem Epithel liegt, besteht aus parallelen Längsbündeln bald in einer einfachen, bald in einer doppelten Lage.

In der menschlichen Trachea findet Przewoski (98) zwei verschiedene Systeme von elastischen Fasern (Orcëin) vorhanden und zwar ein oberflächliches, das dicht unter der hyalinartigen Membran gelagert ist und ein zweites tieferes, das in den tiefer liegenden Schichten der Membrana propria verteilt ist. Die elastischen Faserbündel des tieferen Systems schlagen eine Längsrichtung ein, sind jedoch der Achse der Trachea nicht ganz parallel. Die Fasern des oberflächlichen Systems verlaufen senkrecht zu denen des tieferen Systems. Sie bilden die Ringfasern der Trachea, die sich nicht wie diejenigen des tiefen Systems zu Bündeln gruppieren,

sondern eine homogene dicke Schicht bilden, in der die Fäserchen parallel verlaufen. Diese Fäserchen sind viel feiner als diejenigen des tiefen Systems. Die Fäserchen des oberflächlichen Systems biegen an den Ausführgängen der Schleimdrüsen um und umspinnen dieselben, wie auch die Drüsenalveolen in einiger Entfernung von der Mündung. Im Perichondrium vereinigen sich die hier bedeutend zunehmenden elastischen Fasern sehr oft zu Schichten von parallel verlaufenden und untereinander sich kreuzenden Fäserchen, elastische Fäserchen dringen sogar überall vom Perichondrium aus zahlreich in die intercelluläre Substanz des für hyalin geltenden Trachealknorpels ein, wie sich mit Orcëin nachweisen lässt. Die Fäserchen gelangen grösstenteils bis ins Centrum der Knorpel. Auch bei der Insertion der Muskelbündel am Knorpel findet Przewoski (98) die elastischen Fasern beteiligt, denn ein jedes Bündel von glatten Muskelfasern ist umgeben von einer beträchtlichen Zahl elastischer Fasern, die parallel zur Achse der ersteren verlaufen. Eben diese elastischen Fasern, die eine Art elastischer Hülle für jedes Muskelbündel bilden, gehen auf das Perichondrium über und verschmelzen mit demselben.

Durch die beweiskräftigen Arbeiten von J. Wolff und Roux ist zur Genüge im Prinzip der Nachweis erbracht, dass die Struktur bindegewebiger Organe von der Funktion abhängig ist. Reinke (97) unternahm es, die funktionelle Struktur des elastischen Gewebes in der menschlichen Stimmlippe nachzuweisen und damit die Reihe der Organe mit typisch funktioneller Struktur des Bindegewebes zu vermehren. Die funktionelle Struktur der menschlichen Stimmlippe findet ihren Ausdruck in folgenden morphologischen Verhältnissen. Die elastischen Fasern des Lig. vocale sind, entsprechend der konstanten Richtung des Zuges und senkrecht zur konstanten Richtung des Druckes stark ausgebildet, während die zu diesen beiden Richtungen schräg verlaufenden Anastomosen fast ganz atrophisch geblieben sind. (Es verlaufen also nicht, wie die Autoren angeben, die elastischen Fasern des Lig. vocale einfach und im Gegensatz zu den sonst bekannten elastischen Fasern ohne Anastomosen, vielmehr zeigen die Fasern auch hier Anastomosen, allein diese sind so fein und die Hauptfasern sind so ausserordentlich dick, dass die feinen anastomotischen Fäserchen dagegen gar nicht ins Auge fallen.) Die Propria der Schleimhaut trägt, anstatt Papillen, Leisten, die in der Richtung des konstanten Zuges sich ausgebildet haben. Die elastischen Fasern, sowie die Gefässe der Propria verlaufen parallel der Richtung der Leisten ebenfalls der konstanten Zugrichtung entsprechend. Dort wo am hinteren Teil der Plica vocalis eine Stelle sich findet, die in sehr verschiedenen Richtungen dem Zuge ausgesetzt ist, ist die Propria zu Papillen mit senkrecht zu ihrer

Achse verlaufenden elastischen Fasern erboben. Das Territorium des Pflasterepithels der Stimmlippe entspricht im ganzen dem Ort der grössten Dehnung und Verschiebung der tieferen Teile. Die Grenzen des künstlichen Ödems entsprechen topographisch der Übergangsstelle der funktionell umgeänderten Struktur in die typische Formation.

Glatte Muskulatur. — Bei verschiedenen Säugern studierte Guieysse (98) die glatten Muskeln des Respirationsapparates und fand sie sehr variabel, nicht nur bei verschiedenen Genera, sondern sogar bei verschiedenen Species. Nur die Bronchialmuskulatur, die Guieysse „Muskel von Reisseisen (1822)" nennt, macht hiervon eine Ausnahme.

Bau des Lungenläppchens des Menschen.

Laguesse und d'Hardiviller (98b) beschreiben eingehend das menschliche Lungenläppchen und die Verzweigung der Bronchiolen in demselben. Das Lungenläppchen lässt sich in zwei gleiche Abschnitte (während Grancher drei Abschnitte annahm) teilen, die Bifurkation des Collateralen tragenden Bronchiolus liegt in der die Grenze zwischen beiden Abschnitten bildenden Ebene. Der zweite Abschnitt lässt sich wieder in eine obere und eine untere Etage teilen, in deren erster der Bronchiolus 2, 4 und häufig weiter unten 8 Hauptzweige zeigt, während sich in der unteren Etage oft in einem Schnitt zahlreiche (8—30) Bronchiolen von verschiedenem Kaliber vorfinden. Endlich $1^1/_2$—3 mm ehe sie die Pleura erreichen, schwinden die Bronchiolen und es finden sich nur noch die Alveolargänge.

Betreffend die Einzelheiten verweise ich besonders auch auf die von Laguesse und d'Hardiviller gegebenen Abbildungen.

Entwickelung des Atmungsapparates.

Märtens (97 und 98), welcher die Entwickelung des Knorpelgerüstes im Kehlkopf unserer einheimischen anuren Amphibien untersuchte, findet eine grosse Mannigfaltigkeit der Verhältnisse, die sich aber dennoch ungezwungen auf einfache Zustände zurückführen lassen und die Anknüpfung an die Urodelen einerseits, an die Reptilien andererseits ermöglichen. Eine einheitliche knorpelige Cartilago lateralis als gemeinsame Grundlage aller im Larynx vereinigten Knorpelstücke wird im Kehlkopf der Anuren nicht mehr angelegt. Es hat sich vielmehr eine Sonderung dieses Knorpels in einzelne Stücke vollzogen. Bei Bufo, welche die einfachsten Formen besitzt, kommt es zu einer räumlich getrennten An-

lage der Cart. arytaenoidea und der Cart. laryngotrachealis. Eine enge zellige Verbindung der beiden Knorpel deutet ihre ursprüngliche Einheitlichkeit noch an. Bei allen anderen Anuren gesellt sich zu der räumlichen Trennung eine zeitliche in der Anlage dieser beiden Stücke, so bei Alytes, wo sich der Stellknorpel ganz am Anfang, die Cart. laryngotrachealis gegen Ende des Larvenlebens entwickelt. Bei weiteren Anuren (Rana tempor., esculenta und Hyla) treten auch die Fortsätze der Cart. laryngotrachealis schon in ihrer Anlage selbständig hervor.

Göppert (98) fasst das Hauptergebnis der verschiedenen Untersuchungen über den Kehlkopf der Amphibien dahin zusammen, dass das gesamte primäre Laryngo-Trachealskelett, d. h. das Arytänoid, das Cricoid und die Tracheal- bez. Bronchialringe vom siebenten Visceral- (fünften Kiemen-) Bogen abstammen und dass die Kehlkopfmuskeln der Muskulatur desselben Bogens ihren Ursprung verdanken.

Kallius (97) sucht einige Thatsachen in der Entwickelung des menschlichen Kehlkopfes zu erklären, indem er das, was von der Phylogenie in der Ontogenie wiederkehrt, aufsuchte. Andererseits giebt er auch eine so eingehende Schilderung der Organogenie des Kehlkopfes, dass ein möglichst vollständiges Bild der Entstehung der Form des Kehlkopfes erhalten werden kann. Von seinen Resultaten hebt Kallius selbst folgende Punkte, die allgemeineres Interesse haben, besonders hervor.

1. Zusammenhang der Kehlkopfsanlage mit den beim Menschen entwickelten Visceralbögen. Der am weitesten kaudal liegende Bogen, der beim Menschen noch erkennbar war, ist der fünfte. Für die Existenz weiter kaudalwärts liegender Bogen oder Bogenrudimente konnte bis jetzt keine ontogenetische Grundlage gefunden werden. Es konnte nachgewiesen werden, dass das Material der fünften Bögen, welche als Arytänoidwülste weiterhin fortbestehen, zum Aufbau des Kehlkopfes verwendet wird, wie auch das Gebiet des vierten, dritten und eines Teiles des zweiten Visceralbogens des menschlichen Embryo nach früheren Untersuchungen zum Aufbau des Larynx verwendet wird.

2. Beziehungen in der ontogenetischen Bildung der Kehlkopfknorpel zu ihrer phylogenetischen Abstammung: In der Ontogenie ist sehr wohl der erste (Unterkiefer) und zweite Visceralbogen (Hyoid) als solcher in bedeutender Entwickelung zu erkennen. Die weiter folgenden dritten bis fünften Bögen (2. Hyoid, 1. und 2. Thyreoid) sind schon viel geringer ausgedehnt; sie sind nur im ventralen Abschnitt mit genügender Deutlichkeit zu bemerken. Dagegen ist in dem sechsten und siebenten Bogen (Epiglottis und Cart. lateral.) keine Visceralbogennatur zu finden, was nicht

zu erwarten war, wenn man bedenkt, wie ausserordentlich früh in der Stammesgeschichte diese Bogen schon umgewandelt wurden.

3. In der äusseren Form und im Wachstum des sich entwickelnden Kehlkopfes kehren einige Verhältnisse wieder, welche Ähnlichkeiten mit dem Zustande niederer Tiere zeigen. So erinnert die enorme Ausdehnung der Arytänoidwülste in den frühesten Stadien des menschlichen Larynx an entsprechende Verhältnisse bei Amphibien. Im Kehlkopf niederer Säuger ist die Form der Aryfalten zum Teil so, wie vorübergehend in mittleren Stadien beim Menschen. Die Grösse des Kehlkopfes ist im Vergleich mit der Gesamtkörperlänge von Anfang an eine auffallende, nimmt jedoch gegen das Ende des Fötallebens wieder ab. In der Ontogenie lässt sich das kranialwärts Vorwachsen der Arytänoidwülste sehr gut verfolgen, wobei diese fünften Visceralbogenteile mit ihrem kranialen Ende fast in die Gegend der zweiten Kiementasche zu liegen kommen. Das ist zweifellos mit der von Gegenbaur vergleichend-anatomisch festgestellten Verschiebung des Larynx zum Hyoidkomplex hin in Parallele zu setzen. Die eigentümliche Epithelverklebung an weit ausgedehnten Partien des embryonalen Kehlkopfes, deren Bedeutung nicht recht einzusehen ist, ist nicht ganz vollständig, vielmehr bleibt stets eine, wenn auch ausserordentlich enge Kommunikationsöffnung zwischen Pharynx und Trachea.

Kallius (98) ist der Ansicht, dass beim Menschen prinzipielle Unterschiede nicht vorhanden sind. Auch hier liegen kaudal von den vierten Kiementaschen die beiden Arytänoidwülste, die das Vorderdarmrohr in sagittaler Richtung komprimieren. Sie wurden als fünfte rudimentäre Kiemenbogen gedeutet. Später wird ihre Lage dadurch sehr wesentlich verändert, dass sie kranialwärts stark in die Höhe wachsen und dann nicht mehr ihre primitiven Beziehungen zum Kiemenbogengebiet erkennen lassen. — Die Anlage des Ringknorpels ist eine paarige.

Hansemann (99) bestätigt, was die Form des Morgagnischen Ventrikels bei seiner Entwickelung anlangt, im allgemeinen das, was Kallius und seine Vorgänger angeben. Im dritten Monat ist von dem Ventrikel noch nichts zu sehen. Erst im Anfang des vierten sieht man die Ausstülpung, die ventralwärts und etwas kranialwärts gerichtet ist und an der man schon sehr bald den Appendix in seiner Anlage erkennt.

Von den Untersuchungen d'Hardivillers über die Entwickelung der Lunge ist schon im sechsten Band dieser Ergebnisse auf pag. 136 die Rede gewesen. D'Hardiviller hat jener Arbeit eine Reihe weiterer folgen lassen, deren Resultate die dort geschilderten bestätigen und erweitern. D'Hardiviller (96 und 97 b) hat die Entwickelung der Lunge (besonders des Bronchialbaumes) bei zahlreichen Kaninchen untersucht

und kommt zum Resultat, dass alle Bronchien am axialen Bronchus sich nicht durch Dichotomie, sondern an verschiedenen Punkten dieses Bronchus durch seitliche Ausstülpung (hernie latérale) des Epithelrohres bilden. Die Verzweigung des axialen Bronchus ist also ausschliesslich kollateral.

D'Hardiviller (97 d) findet, dass auch beim Schaf ebenso wie beim Kaninchen, die Bronchen sich nicht dichotomisch bilden, sondern durch kollaterale Ramifikation, d. h. sie entstehen durch epitheliale Ausbuchtungen (hernies) der Wände des axialen Bronchus.

D'Hardiviller (97 c) findet beim Kaninchen ursprünglich in beiden Lungen einen eparteriellen Bronchus. Der linke entwickelt sich eine Zeitlang in analoger Weise wie der rechte, dann atrophiert er und verschwindet. Daraus zieht d'Hardiviller den Schluss, dass die drei von Aeby bei den Säugetieren aufgestellten charakteristischen Gruppen nur einen sekundären Wert haben; das ursprüngliche Verhalten ist das Bestehen eines eparteriellen Bronchus auf jeder Seite, derselbe kann links oder beiderseits atrophieren und so die verschiedenen bei den Säugetieren bekannten Varietäten entstehen lassen. Ferner ist der eparterielle Bronchus unabhängig vom apikalen und er ist nicht ein Seitenast des ersten ventralen Bronchus.

V.

Über neuere Arbeiten auf dem Gebiete der Anatomie der weiblichen Geschlechtsorgane.

Von

W. Nagel, Berlin.

I. Anatomie und Histologie.

Litteratur:

1. Eisler, P., Zur Anatomie der Regio inguinalis des Weibes. Münch. med. Wochenschr. 1898.
2. Waldeyer, W., Das Becken, topographisch-anatomisch mit besonderer Berücksichtigung der Chirurgie und Gynäkologie. Bonn 1899.
3. Rumpf, F., Beiträge zur operativen Behandlung der Retroflexio uteri. Arch. f. Gynäkol. Bd. 57. 1898.
4. Flaischlen, N., Über die Alexander-Adamsche Operation. Halle a. d. S. (Karl Marhold.) 1899.
5. Koelliker, A. von, Quergestreifte Muskelfasern des Ligamentum uteri rotundum des Menschen. Verhandl. d. anat. Gesellsch. Jena. (Gustav Fischer.) 1898.

5a. Beuthner, O., Anatomische Untersuchungen über die Alexander-Kochersche Operation. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. 1897.

6. Barbour, A. H. F., On the Position of the Promontory of the Sacrum as shown by frozen Sections. The scottish medical and surgical Journal. Bd. 3. 1898.
7. Arx, Max von, Geometrie und Statik der weiblichen Bekenorgane. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1896.
8. Savor, R., Über Beckenneigung. Arch. f. Gynäkol. Bd. 51.
9. Commandeur, F., Étude sur le détroit supérieur du bassin normal dans la région lyonnaise. Annal. de Gynécol. Tom. 47. 1897.
10. Schwalbe, G., Zur Anatomie der Ureteren. Verhandl. d. anat. Gesellsch. auf der 10. Versamml. Ergänzungsheft zum 12. Bd. des Anat. Anz. Jena 1896.
11. Protopopow, S. A., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Ureteren. Arch. f. Physiol. Bd. 66. 1897.

12. Nagel, W., Beitrag zur Anatomie der weiblichen Beckenorgane. Arch. f. Gynäkol. Bd. 53. 1897.
13. Funke, E., Über den Verlauf der Ureteren. Deutsche med. Wochenschr. Bd. 23.
14. Faytt, T., Über das topographische Verhältnis der Ureteren zur Blase und zum Uterus. Denkschr. d. med. Gesellsch. zu Warschau. Bd. 92. 1896. (Cit. nach Waldeyer.)
15. Sixth annual Report of the Committee of collective investigation of the anatomical Society of Great Britain and Ireland. Journal of Anatomie and Physiology. Bd. 31. London 1897.
16. Fredet, P., Quelques recherches sur les artères de l'Utérus. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. Bd. 34. 1897.
17. Hartmann, H. und Fredet, P., Les ligatures atrophiantes dans le traitement des tumeurs uterines. Annals de Gynécologie. Tom. 49. 1898.
18. Altuchoff und Snegireff, Eine neue Methode der Unterbindung der A. uterina per laparatomiam. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. 1896.
19. Bruhns, C., Über die Lymphgefässe der weiblichen Genitalien nebst einigen Bemerkungen über die Topographie der Leistendrüsen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Bd. I. pag. 57. 1898.
20. Peiser, Eugen, Anatomische und klinische Untersuchungen über den Lymphapparat des Uterus mit besonderer Berücksichtigung der Totalexstirpation bei Carcinoma uteri. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 39. 1898.
21. Rille, J. H., Bartholinitis und Leistendrüsen. Arch. f. Dermatologie und Syphilis. 1896. Bd. 36.
22. Gerota, D, Nach welchen Richtungen kann sich der Brustkrebs weiter verbreiten? Arch. f. klin. Chir. Bd. 54. 1897.
23. Bergh, R., Symbolae ad cognitionem genitalium extern. femineorum. Monatsschr. f. prakt. Dermatol. Bd. 19 u. Bd. 24. 1894 u. 1897.
24. Derselbe, Beitrag zur Kenntnis der Glandula vestibularis major (Bartholini). Monatsschr. f. prakt. Dermatol. 1895. Bd. 21.
24a. Ruge, Carl, Die Talgdrüsen der grossen und kleinen Labien. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 51. H. 2. 1899.
25. Disselhorst, Rudolf, Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. Wiesbaden 1897.
26. Blacker, G. F., Some observations on the topographic. Anatomy of the fourcette. Journ. of Anat. and Physiol. Bd. 30. 1896.
27. Pretti, Pietro, Beitrag zum Studium der histologischen Veränderungen der Scheide. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 38. 1898,
28. Mandach, F. von, Beiträge zur Anatomie des Uterus von Neugeborenen und Kindern. Inaug.-Diss. Bern 1899.
29. Meyer, Robert, Über die fötale Uterusschleimhaut. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 38.
30. Klein, G., Wandlungsfähigkeit des Uterusepithels. Münch. med. Wochenschr. 1897. Bd. 44.
30a. Mandl, Ludwig, Über die Richtung der Flimmerbewegung im menschlichen Uterus. Centralbl. f. Gynäkol. 1898.
31. Heil, Karl, Kongenitale Einrisse an der Cervix uteri. Centralbl. f. Gynäkologie. 1898.
31a. Weidenbaum, G., Über Nervencentren an den Gebärorganen der Vögel, Reptilien und Amphibien. Inaug.-Diss. Dorpat 1894.
32. Herlitzka, L., Beitrag zum Studium der Innervation des Uterus. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 37.
32a. Dittel, L. von, Über die elastischen Fasern der Gebärmutter. Wiener klin. Rundschau. 1896.

33. Westphalen, Friedrich, Zur Physiologie der Menstruation. Mikrosk. Studien. Arch. f. Gynäkol. Bd. 52.
34. Mandl, Ludwig, Beitrag zur Frage des Verhaltens der Uterusmukosa während der Menstruation. Arch. f. Gynäkol. Bd. 52.
35. Heape, W. and Griffith, W. S. A., The menstruation and ovulation of monkeys and the human female. Transact. of the Obst. Soc. London. Vol. 40.
36. Heape, W., The menstruation and ovulation of Macacus rhesus with observations of the changes undergone by the discharged Follicle. Philos. Transact. of the Royal Soc. of London. Series B. Vol. 188. 1897.
37. Strassmann, P., Beiträge zur Lehre von der Ovulation, Menstruation und Conception. Arch. f. Gynäkol. Bd. 52.
38. Sokoloff, A., Über den Einfluss der Ovarien-Exstirpation auf Strukturveränderungen des Uterus. Arch. f. Gynäkol. Bd. 51.
39. Bayer, H., Uterus und unteres Uterinsegment. Arch. f. Gynäkol. Bd. 54.
40. Derselbe, Weitere Beiträge zur Lehre vom unteren Uterussegment. Hegars Beitr. zur Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 1. H. 2. 1898.
40a. Barbour, H. F., Braunes Os internum and the retraction ring. Edinb. med. Journ. Vol. 42.
41. Herff, von, Unteres Uterussegment und Kontraktionsring. Münch. med. Wochenschr. 1897.
42. Franqué, O. von, Cervix und unteres Uterinsegment während und nach der Schwangerschaft. Sitzungsber. d. Würzburger physik.-med. Gesellsch. 1896.
43. Penrose, Charles, The position of the Uterus and the Mechanisme of its support. Univ. med. Magaz. Vol. 8. April. 1896.
44. Ampt, C., Zur Histologie des Parovarium und der Cysten des Lig. latum. Inaug.-Diss. Berlin u. Centralbl. f. Gynäkol. 1895.
45. Grusdew, W., Zur Histologie der Fallopiaschen Tuben. Centralbl. f. Gynäkol. 1897.
45a. Mandl, L., Über den feineren Bau der Eileiter während und ausserhalb der Schwangerschaft. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 5. Ergänzungsheft 1897.
46. Buchstab, A., Das elastische Gewebe in den Eileitern der Frauen in normalem und pathologischem Zustande. Centralbl. f. Gynäkol. 1897.
47. Blumberg, M. und Heymann, B., Über den Ursprung, den Verlauf und die Bedeutung der glatten Muskulatur in den Ligg. lat. beim Menschen und bei den Säugetieren. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1898. pag. 263.
48. Targett, J. H., Accessory adrenal bodies in the broad ligaments. Transact. of the Obst. Soc. London. Vol. 39.
49. Meyer, R., Demonstration von accessorischen Nebennieren im Lig. latum. Verhandl. d. geburtsh. Gesellsch. in Berlin. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 38.
50. Tintrelin, Essai d'anatomie comparée sur les ligaments uterins. Thèse de Paris 1899. Jouve et Boyer.
51. Voituriez, L'espace paravaginal et les hematomes paravaginales. Annal d. malad d. organ. genito-urinair. par Guyon. Paris. Tom. 2. 1899.
52. His, W., Die anatomische Nomenklatur. Leipzig 1895.
53. Martin, A., Zur Topographie der Keimdrüse. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 35. 1896.
54. Hammerschlag, Die Lage des Eierstockes. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 37. 1897.
55. Waldeyer, W., Topographical sketch of the lateral wall of the Pelvic Cavity with special Reference to the ovarian groove. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 32. 1897.
56. Herff, Otto von, Giebt es ein sympathisches Ganglion im menschlichen Ovarium? Arch. f. Gynäkol. Bd. 51.

57. Plato, J., Zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Geschlechtsorgane. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50. 1897.
58. Stoeckel, W., Über Teilungsvorgänge in Primordial-Eiern bei einer Erwachsenen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53. 1898.
59. Franqué, Otto von, Beschreibung einiger seltener Eierstockspräparate. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 39. H. 2.
60. Derselbe, Über Urnierenreste im Ovarium. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 39.
60a. Bühler, A., Beiträge zur Kenntnis der Eibildung beim Kaninchen und der Markstränge des Eierstockes beim Fuchs und Mensch. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58.
61. Janosik, J., Die Atrophie der Follikel und ein seltsames Verhalten der Eizelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48.
61a. Schnell, Bindegewebszellen des Ovarium in der Gravidität. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. 1899.
62. Clark, J. G., Ursprung, Wachstum und Ende des Corpus luteum nach Beobachtungen am Ovarium des Schweines und des Menschen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1898.
63. Rabl, Hans, Beitrag zur Histologie des Eierstockes des Menschen und der Säugetiere. Separat-Abdruck aus den Anat. Heften, herausgeg. von Fr. Merkel in Göttingen und R. Bonnet in Greifswald. — Wiesbaden 1898.
64. Sobotta, J., Über die Bildung des Corpus luteum der Maus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.
65. Derselbe, Über die Bildung des Corpus luteum beim Kaninchen. Anat. Hefte, herausgegeben von Fr. Merkel und R. Bonnet. 26. Heft. Wiesbaden 1897.
66. Derselbe, Noch einmal zur Frage der Bildung des Corpus luteum. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53. H. 4. 1899.
67. Derselbe, Über das Corpus luteum der Säugetiere. (Demonstration seiner Präparate.) 13. Versamml. d. anat. Gesellsch. in Tübingen 1899. Anat. Anz. 1899.
68. Stratz, C. H., Der geschlechtsreife Säugetiereierstock. Haag. (Martinus Nyhoff.) 1898.
69. Koelliker, A. von, Über Corpora lutea atretica bei Säugetieren. Verhandl. d. anat. Gesellsch. Jena. (Gustav Fischer.) 1898.
70. Kreis, Otto, Die Entwickelung und Rückbildung des Corpus luteum spurium beim Menschen. Arch. f. Gynäkol. Bd. 58. 1899.
71. Hanau, Arthur, Versuche über den Einfluss der Geschlechtsdrüsen auf die sekundären Geschlechtscharaktere. Arch. f. Physiologie. Bd. 65. 1897.
72. Sellheim, Hugo, Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Beitr. z. Geburtsh. u. Gynäkol. herausgeg. von A. Hegar. Bd. I. Leipzig 1898.
73. Abel, Georg, Dauererfolge der Zweifelschen Myomektomie. Arch. f. Gynäkol. Bd. 57. 1898.
74. Szabo, Josef, Die Milchdrüse im Ruhezustand und während ihrer Thätigkeit. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1896.
75. Paterson, A. M., The genito-urinary organs of the female indian Elephant. The Journ. of Anat. and Physiol. Bd. 32. 1898.
76. Birmingham, A., The shape and position of the bladder in the child. The Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 32. 1898. (Betrifft nur männliche Kinder.)

Anatomie des Leistenkanals.

Das ärztliche Interesse für die Alexander-Adam-Alquiésche Operation ist gegenwärtig ein sehr grosses. Es rechtfertigt sich wohl des-

halb etwas ausführlicher über die einschlägigen anatomischen Arbeiten zu referieren.

Einem Wunsche der Gynäkologen in Halle entgegenkommend hat Eisler (1) die Gegend des Leistenkanals beim Weibe genau untersucht und dargestellt. Der äussere Leistenring liegt unmittelbar seitlich von dem Tuberculum pubis, welches beim Weibe stärker vorspringt als beim Manne. Der äussere Leistenring, bekanntlich ein Schlitz in der Aponeurose des M. obliq. abdom. externus, hat beim Weibe einen längeren Durchmesser von 1 höchstens 2 cm (beim Manne 2—3 cm); sein Mittelpunkt steht nur 3,5—4 cm von der Medianlinie ab (beim Manne 4,5—5 cm).

Schwierigkeiten in der Auffindung des äusseren Leistenringes bieten eine stärkere Entwickelung des Panniculus adiposus, eine kräftigere Ausbildung der Unterhautfascie und der Cooperschen Fascie; letzere (Fascia cremasterica bei Waldeyer [2]) überzieht die aus dem Leistenring hervortretenden Teile und geht bald diffus in die Unterhautfascie über. Die Unterhautfascie wird bei gut genährten Personen durch eine dünnere Fettschichte getrennt, bei abgemagerten dagegen liegt sie der Aponeurose dicht an. Im ersteren Falle bietet, wie Rumpf (3), der über eine grosse Reihe von Operationen verfügt und die Alexander-Adamsche Operation hier in Berlin eingeführt hat, hervorhebt, die Verschieblichkeit der Unterhautfascie ein gutes Kennzeichen derselben. Bei abgemagerten Personen und bei geboren habenden Frauen, bei welchen die Unterhautfascie stets ausgebildet ist, kann eine Verwechselung zwischen derselben und der Aponeurose indessen möglich sein; der sehnige Glanz der Aponeurose ist in solchen Fällen der beste Wegweiser.

Dicht seitwärts an dem äusseren Leistenring verläuft manchmal die V. epigastr. infer. auf die Bauchwand oder kreuzt nicht selten mit einem Ast die Ringöffnung. Die A. epigastrica — begleitet von zwei Venen — verläuft gewöhnlich etwas lateral vom inneren Leistenring.

Der sogenannte Imlachsche Fettpfropf, ein Fettklümpchen im medialen Winkel des Leistenringes fehlt bei mageren Personen. Wo er sich findet bildet er nach Eisler einen Anhalt für die rasche Auffindung des Leistenrings.

Leistungsfähiger nach dieser Richtung hin ist, wie ich mich überzeugt habe, der von Rumpf angegebene Handgriff: Sobald die Aponeurose freigelegt worden ist, schiebt man auf dieser mit dem Zeigefinger die Gewebe stumpf nach dem Tuberculum pubis zu; meist wird so mittels einer kräftigen Schabung der Leistenring mit seinen beiden (Pfeilern) Schenkeln freigelegt.

In Übereinstimmung mit den Operateuren (Beuthner [5], Kocher, Rumpf, Werth, Küstner, Flaischlen [4] warnt Eisler vor dem

Hervorziehen des Ligam. teres Uteri an seinem medialen Ende. Das Lig. teres hat sich an dieser Stelle bereits in einzelne Bindegewebsbündel aufgelöst, welche an der Symphyse enden, ohne also in das Labium majus hineinzugehen.

Nach Spaltung der Cooperschen Fascie (Fascia cremasterica bei Waldeyer) in dem Leistenring trifft man auf einen stärkeren Ast des N. ilioinguinalis, begleitet von einem Bündel des N. genitofemoralis; nicht selten tritt er durch eine besondere Spalte der Obliquus-Aponeurose dicht kranial zum Leistenring; in der hinteren (dorsalen) Wand des Leistenkanals verläuft ein stärkerer Zweig des Nerv. spermatic. extern. und eine kleine A. spermatica externa, die am medialen Umfang des inneren Leistenringes aus der A. epigast inf. interna entspringt. Hat man die genannte Arterie bei Seite geschoben, so bleibt eine kleine Vene und das Lig. teres übrig; die Vene steht aussen in Verbindung mit den äusseren Pudendalvenen, nach innen verläuft sie im Lig. teres, lässt sich also nicht isolieren. Um das Ligam. teres möglichst rasch zu finden und eine Zerreissung desselben zu verhüten, ist es notwendig, die ventrale Wand des Leistenkanals zu spalten. Diese Erfahrung stimmt mit derjenigen der gynäkologischen Operateure überein.

Der M. cremaster bildet einen nie fehlenden Bestandteil der ventralen Wand des Leistenkanals. Zu dem M. cremaster rechnet Eisler nicht allein die spärlichen Muskelzüge, die mit dem Funiculus den äusseren Leistenring verlassen, sondern die ganze verschieden stark entwickelte Muskelportion, die vom Leistenband entspringend die ventrale Fläche des Ligam. teres fast in der ganzen Länge des Leistenkanals überlagert und sich lateral am Tubercul. pubis anheftet. Das Band muss isoliert werden, also die den Strang umhüllende Fascie durchtrennt, ehe man das Lig. teres zu ziehen versucht. Rumpf isoliert das Ligam. teres, indem er den ganzen Strang auf seinem Zeigefinger von unten aussen nach oben innen umrollt; vorher hat er das periphere Ende des Ligam. teres mit einer Klemmpincette gefasst. Erst nachdem man das Ligam. teres teils mit den Fingern, teils mit Pincette als weisslich glänzendes Band vollkommen freigelegt hat, soll man an dem Bande unter ständigem Nachfassen (Rumpf) ziehen, alsdann folgt es leicht ohne zu reissen. Mit dem Lig. teres und zwar an seiner lateralen Kante erscheint alsbald der Processus vaginalis, welcher stumpf abgestreift wird (Rumpf, Flaischlen).

Unter seinen Leichen fand Eisler einmal den äusseren Leistenring als einen fast senkrecht stehenden Längsschlitz; der Leistenkanal lag jedoch normal. Eisler fand in der Regel eine starke Ausbildung nicht nur der Fibrae intercrurales der äusseren Abdominalfacie, sondern auch der

Fascie des Obliq. intern und der Fascia transversalis und meint, dass dieser Befund das natürliche sein müsste, weil dieser Teil der Bauchdecken beim Weibe besonders in der Schwangerschaft mehr zu leisten hat als beim Manne. Gelegentlich traf Eisler aber auch Individuen, bei denen trotz stattgehabter Gravidität die Fascia abdominis schleierartig dünn war und der Aponeurose des M. obliq. ext. nur locker aufliegend. Dieser Befund stimmt mit der allen Geburtshelfern wohlbekannten Thatsache überein, dass gerade bei Frauen, die geboren haben, Hängebauch und Schlaffheit der Bauchdecken keine seltene Erscheinung ist.

Nach Waldeyer (2) verbreitet sich nach dem Austritt aus dem subkutanen Leistenring das Ligamentum teres fächerförmig und löst sich in einzelne muskulös-fibröse Stränge auf, die teils in das Bindegewebe und die Cutis der Labia majora (an der Basis derselben), aber auch am Periost der Basis des Tuberculum pubis und an den fibrösen Wänden des Leistenringes, insbesondere am Ligam. inguinale reflexum (Collesi) endigen.

Bemerkenswert ist, dass dieser Befund Waldeyers insofern nicht mit demjenigen Eislers übereinstimmt, als letzterer das Hineingehen der Ausläufer des Lig. teres in die grossen Labien verneint (s. oben).

Waldeyer teilt das Lig. teres seiner Lage nach in eine Portio intrapelvina und eine Portio extrapelvina ein. Die Portio intrapelvina umfasst eine Pars uterina (= die Wurzel des Bandes und eine kurze Strecke desselben (etwa 1 cm), auf der es noch am Seitenrande des Uterus vor den Vasa uterina herabläuft), eine Pars ligamenti lati und eine Pars iliaca (derjenige — längste — Abschnitt des Bandes, welcher an der seitlichen Beckenwand bis zu dem inneren Leistenring verläuft). Die Pars iliaca springt nicht selten soweit hervor, dass ihm ein kurzes Mesenterium gebildet wird; das runde Mutterband bildet hier die Grenze zwischen der Fossa paravesicalis posterior und der Fossa obturatoria und zieht über die Vasa und den Nervus obturatorius über die Arteria umbilicalis, die Vasa iliaca externa, endlich lateral über den Ursprung der Vasa epigastrica inferiora hinweg, um in den inneren Leistenring einzudringen. Hier gesellt sich, lateral zum Bande liegend, zu ihm der Nervus spermaticus externus.

Die Portio extrapelvina des Lig. teres (s. oben) zerlegt Waldeyer in eine Pars inguinalis und praeinguinalis.

Die Pars inguinalis bekommt von seiten der Vasa epigastrica inferiora die Vasa spermatica externa hinzu; von unten und lateralwärts treten der Nervus spermaticus externus und der Musculus cremaster externus an das Band heran und es wird von einem dünnen Fortsatze der Fascia transversalis eingescheidet.

Die Länge der Pars praeinguinalis (das pinselförmig ausgebreitete Ende des Lig. teres) schätzt Waldeyer auf 2 cm.

Der Mittelpunkt des äusseren Leistenringes liegt — und hierin stimmen Eisler und Waldeyer überein — beim Weibe 3,5—4 cm von der Mittellinie (Linea alba) entfernt, dicht lateral und ein wenig oberhalb (Waldeyer) vom Tuberculum pubis.

Waldeyer schildert den Inhalt des Leistenkanals wesentlich wie Eisler. Der äussere Leistenring wird gekreuzt von Ästen der Vena pudenda externa und von einem Zweige des Nervus ilio-inguinalis. Das Bündel des Nervus genito-femoralis, welches nach Eisler den Zweig des N. ilio-inguinalis begleitet, erwähnt Waldeyer nicht. Der Stamm des Nervus ilio-inguinalis liegt gewöhnlich in einer gewissen Entfernung oberhalb und tritt meist durch eine besondere Öffnung des Crus superius aus, sodass er bei Spaltung des Kanals und bei Hervorziehung und Abtragung des Ligamentum teres leicht vermieden werden kann. Bei der Vernähung des Kanals nach der Alquié-Alexander-Adamschen Operation muss ebenfalls auf den Nerv geachtet werden, dass er nicht in die Naht eingeschlossen wird. Früher erlebte man zuweilen heftige Neuralgien nach der genannten Operation, sodass der Nervus ilioing. eine Zeitlang bei der Operation reseciert wurde; neuere Operateure (Rumpf, Flaischlen) haben die Resektion wieder aufgegeben.

Bemerkenswert ist die abweichende Angabe beider Anatomen über den Verlauf der Vasa epigastrica superficial. Nach Eisler verlaufen sie gewöhnlich lateral vom inneren Leistenring, nach Waldeyer liegen die genannten Gefässe medianwärts von dem inneren Leistenring. Der Operateur muss auf diese abweichende Befunde Rücksicht nehmen und nicht ohne weiteres den ganzen Kanal spalten, ehe er nicht in dem betreffenden Fall über die Lage der Gefässe sich orientiert hat.

Den — auch bei Eisler — als „Imlachschen Fettpfropf" benannten Fettkörper des Inguinalkanals, welcher bei wohlgenährten Frauen nicht fehlt und bis zu dem Fettkörper der grossen Labie sich erstreckt, will Waldeyer nicht mit einem besonderen Namen belegen, weil er schon seit langem wohlbekannt ist.

Waldeyer betont mit Recht, dass der Processus vaginalis peritonaei am inneren Leistenring das Band nur vorn und oben bedeckt, sich leicht zurückstreifen lässt und nicht ringförmig das Band umgreift. In den Büchern findet man zuweilen letztere Darstellung und den Processus vaginalis peritonaei als „Peritoneal-Kegel" bezeichnet. Offenbar haben einzelne Autoren den Processus vaginalis mit der vorderen Platte des Ligamentum verwechselt; wenn das Lig. teres nämlich bis zu einem gewissen Grade

hervorgezogen wird, so erscheint es ringförmig umgeben von der mit vorgezogenen vorderen Platte des Lig. latum beziehungsweise des Peritonaeum parietale.

v. Koelliker (5) erinnert an das Vorkommen von quergestreiften Muskelfasern neben den glatten in dem Ligamentum teres des Menschen. Vor Jahren waren diese bereits von Rainey, Henle und v. Koelliker nachgewiesen, aber in Vergessenheit geraten. Bei Affen bilden die quergestreiften Muskelfasern fast allein das runde Mutterband (Rainey).

v. Koelliker führt die Hypothese Raineys über die Funktion dieser quergestreiften Muskelfasern als wissenswert an, dass nämlich dieselben bei der Begattung den Uterus in die Höhe ziehen, dadurch die Scheide verlängern und dem Sperma die Möglichkeit verschaffen, in die Nähe des Os uteri zu gelangen, indem dasselbe gewissermassen angesaugt wird. Die Zusammenziehung der betreffenden Muskeln wäre indessen wohl mehr als eine reflektorische und nicht als eine willkürliche anzusehen.

Beckenneigung und Beckeneingang.

Statik des Uterus.

Barbour (5) hebt die grosse Verschiedenheit hervor, die in dem Stande des Promontorium über der Symphysis pubis und damit in dem Grade der Beckenneigung besteht. Auf Grund von Messungen an 14 Gefrierschnitten fand er, dass der Winkel der Beckenneigung — denn der von Barbour gerechnete Winkel a c b ist doch gleichwertig mit dem Winkel des Beckeneinganges mit dem Horizontalen — zwischen 35° und 61° schwankte; im Durchschnitt betrug er 55°.

Die Höhe des Promontorium über der Symphyse schwankte zwischen 12½ cm (5 inch.) und 6½ cm (2,60 inch.), betrug im Mittel — wie auch bisher allgemein angenommen — 9,5 cm (3,8 inch.).

Barbour macht mit Recht darauf aufmerksam, dass die genannte Schwankung nicht allein von der Stellung des Körpers, sondern auch von dem Bau des Beckens abhängig ist. Bei Bestimmung der Beckenneigung und der Höhe des Promotorium muss also die Gestalt des Beckens jedesmal berücksichtigt werden.

Waldeyer (2) betont ebenfalls die grossen Schwankungen in der Beckenneigung (= Winkel des Beckeneinganges mit dem Horizontalen); er hält indessen die Vorschrift H. v. Meyers, dass die Spinae ante-

riores superiores mit den Spitzen der beiden Tubercula pubica in eine Vertikalebene gebracht werden sollen, um dem betreffenden Becken die richtige Neigung zu geben, für zutreffend und praktisch gut verwendbar. Die Beckenneigung ändert sich, abgesehen von den individuellen Schwankungen, mit der Haltung der Schenkel.

Waldeyer führt nur die bereits bekannten Maasse der Beckenneigung an: Nägeli (60°), Fürst (54°), Lesshaft (69° und 74°).

Bei mittlerer normaler Beckenneigung steht das Promontorium 9,5 cm höher als der obere Symphysenrand.

Zu ähnlichen schwankenden Resultaten wie die vorhergenannten Autoren gelang Savor (8); er fand eine mittlere Neigung der Conjugata vera von 51,81° am frisch skelettierten Becken und von 51,38° am trockenen Becken. Ausserdem bestimmte er die mittlere Neigung der Conjugata externa (Diameter Baudeloquii); dieselbe betrug am frischen Becken 46,63°, am trockenen 45,06°. Die mittlere Differenz zwischen beiden betrug also am frischen Becken 5,18°, am trockenen 6,32°. Zu seinen Messungen bediente Savor sich eines von Chrobak konstruierten Apparates, welcher im Original nachzusehen ist.

Von den von Commandeur (9) an 120 Becken aus der Gegend von Lyon angestellten Messungen und Untersuchungen mögen folgende Ergebnisse für den Anatomen von Interesse sein.

In der Hälfte aller Fälle näherte sich das Becken, was seine Maasse betrifft, dem normalen Beckentypus, aber nur in 40 % entsprach seine Gestalt dem typischen Becken. In 40 % der Fälle war es grösser, in 9 % kleiner als das normale Becken.

Die mittlere Grösse des geraden Durchmessers des Beckeneinganges beträgt 10,85 cm, die des queren 13,75 cm, die des schrägen 12,79 cm. (Die in Deutschland allgemein angenommenen Mittelmaasse des Beckeneinganges sind: Der grade Durchmesser 11 cm, der quere 13,5 cm, der schräge 12,5 cm.)

Auf Grund seiner geometrischsn Berechnungen bestimmt von Arx (7) den Winkel der Beckenneigung zu 54°.

Neu ist seine Auffassung, dass der Uterus ein einarmiger Hebel ist, dessen mechanischer Drehpunkt im Ansatz des Ligam. teres liegt. Der Ansatz des Ligam. teres ist gleichzeitig Aufhängepunkt. Der Angriffspunkt der Last des einarmigen Hebels liegt am unteren Teil der Cervix, da wo dieselbe durch straffes Bindegewebe mit der hinteren Blasenwand verwachsen ist, also da wo die Cervix von dem Uterus sich abbiegt.

Nach Fredet (16) sind das Lig. suspensorium ovarii und „la gaine hypogastrique", das heisst also die Basis der breiten Mutterbänder, das

Parametrium im engeren Sinne, diejenigen Teile, welche den Uterus in Lage halten. Hierin kann man Fredet gewiss Recht geben, um so mehr, weil die Wichtigkeit besonders der Basis des breiten Mutterbandes für die Lage des Uterus bekanntlich bereits von B. S. Schultze, Freund und Kocks ausführlich begründet worden ist; letzterer nannte aus diesem Grunde die Parametrien „Ligamenta cardinalia". Fredet führt noch eine weitere Begründung dieser Ansicht an, nämlich seine Beobachtung, dass nicht selten ein Prolapsus uteri nach doppelseitiger Exstirpation der Adnexe entsteht.

Ureter.

Die auch den älteren Anatomen bekannten spindelförmigen Auftreibungen des Ureters hat Schwalbe (10) genauer untersucht. Oberhalb des Beckeneinganges, im Bereich der Pars abdominalis zeigt der Ureter ganz regelmässig eine spindelförmige Anschwellung (Hauptspindel), welche am rechten Ureter sowohl beim Manne als beim Weibe stärker ausgebildet ist als am linken. Kranialwärts verengert die Hauptspindel sich allmählich zu der engsten Stelle des Ureters, welche in etwa 70 mm Entfernung vom Hilus der Niere gelegen ist. Am distalen Ende verengert sich die Hauptspindel gewöhnlich rascher zu der unteren Enge, welche im Beckeneingange liegt. Innerhalb des kleinen Beckens zeigt der Ureter eine oder zwei geringe Erweiterungen, er kann aber auch mit gleichem Kaliber bis zur Blase verlaufen. Die Pars pelvina ist etwa um 90° gegen die Pars abdominalis abgebogen.

Die Maasse der beiden Engen fand Schwalbe beim Weibe rechts und links um ein Geringes grösser, während die Hauptspindel rechts mit 9 mm, links mit 7,25 mm die Maasse des Mannes übertraf. Der linke Ureter ist beim Menschen länger als der rechte, weil die linke Niere höher steht als die rechte. Die Hauptspindel ist bei beiden Geschlechtern am rechten Uretes stärker ausgebildet als am linken.

Bei den von Schwalbe untersuchten Quadrupeden (Meerschweinchen, Kaninchen, Hund und Katze) steht die linke Niere bedeutend tiefer als die rechte, und der linke Ureter ist kürzer als der rechte. Bei den genannten reinen Quadrupeden fehlen die Pars pelvina und die Abknickung (Flexura marginalis) derselben gegen die Pars abdominalis, und infolgedessen auch die spindelförmigen Auftreibungen und Verengerungen des Ureters, sodass letzteres ein gleichmässiges cylindrisches Rohr bildet; beim Menschen sind die Pars pelvina und die Flexura marginalis und infolge-

dessen auch die spindelförmige Erweiterung oberhalb derselben am stärksten entwickelt. Die Affen zeigen vermittelnde Übergangsformen. Aus diesen Beobachtungen ist zu entnehmen, welche Rolle die aufrechte Stellung bei der Gestaltung des Ureters speziell bei Ausbildung der Pars pelvina und der Flexura marginalis spielt. Da aber Schwalbe die erwähnte spindelförmige Erweiterung bei älteren Föten und Neugeborenen bereits fand, also viel früher als die durch die aufrechte Stellung veränderten statischen Verhältnisse einen Einfluss haben können, so nimmt er an, dass die spindelförmige Erweiterung beim Menschen durch Vererbung bereits fixiert ist.

In der hieran sich anschliessenden Diskussion machte Gerota (l. c.) auf serpertinartige kleinere Krümmungen des Ureters bei älteren menschlichen Föten und Neugeborenen aufmerksam, welche sich später ausgleichen.

Protopopows (11) Untersuchungen beschäftigen sich eingehend mit der Anatomie und Histologie des Ureters beim Menschen und beim Tier; mit Osmium, Silber etc. behandelte Paraffinschnitte erwiesen sich als vorteilhaft.

Hier sollen nur einzelne Punkte aus seiner Arbeit berührt werden und nur so weit, wie sie auch für das weibliche Becken Bedeutung haben.

Was nun die Gefässversorgung des Ureters betrifft, so ist die Angabe Protopopows bemerkenswert, dass ein viel dickeres und längeres Gefäss als die übrigen, welche den Ureter versorgen, unmittelbar aus der Aorta oberhalb ihrer Teilungsstelle in die beiden A. iliaca communis abgeht und quer zum Harnleiter tritt, um dort in einen ab- und einen aufsteigenden Zweig zu zerfallen, welche in der Adventitia weit verfolgt werden können. Dieses Gefäss scheint nach Protopopow ziemlich beständig zu sein, denn an drei von vier Präparaten fand er es an einer und derselben Stelle.

Es ist nicht ganz deutlich zu erkennen, auf welcher Gattung diese Angabe sich bezieht — die beigefügte Zeichnung stellt einen Kaninchenureter dar —, auf den Menschen bezieht sie sich wohl jedenfalls nicht. Weder bei Albrecht v. Haller, der die Gefässe des Ureters genau beschrieben hat, noch bei späteren Anatomen findet sich diese Arterie. Waldeyer erwähnt sie auch nicht. In einzelnen neueren gynäkologischen Abhandlungen (Tauffer, Arch. f. Gynäkologie Bd. 46. pag. 538; Blumenfeld, Ureterverletzung bei Laparotomien. Münchener Medizin. Wochenschrift 1898) findet man wohl ein stärkeres Gefäss erwähnt, welches von der A. renalis herkommen soll und den Ureter entlang bis in das Becken verläuft. Aber ohne Zweifel ist unter diesem Gefäss, wie ich

eine gabelige Teilung der A. hypogastrica (A. iliaca interna) in zwei Endstämme (anterior and posterior division) annimmt und dass sie den gemeinschaftlichen Stamm der Arterien der Beckenorgane (A. vesicalis, A. haemorrhoidal med., A. uterina, A. obturatoria) Truncus hypogastricus (the hypogastric trunc) nennt; der Truncus hypogastricus entspringt für gewöhnlich aus dem vorderen Endstamm (anterior division) der A. iliaca interna (A. hypogastrica). Findet die Gabelung der A. iliaca interna (A. hypogastr.) weiter kaudalwärts statt, so ist der Truncus hypogastric. ein Ast des Hauptstammes der A. iliaca interna (A. hypogastr.). Unter 18 Fällen entsprang die A. uterina 9mal (50%) isoliert aus dem Truncus hypogastricus, 3mal war sie ein besonderer Ast des vorderen Endstammes der A. iliaca interna (A. hypogastrica), 3mal entsprang sie gemeinschaftlich mit der A. vesical. infer. aus dem Truncus hypogastricus, 1mal entsprang sie gemeinschaftlich mit der A. haemorrhoid. media aus dem vorderen Endstamm (anterior division). In zwei Fällen fanden sich zwei Aa. uterinae; in dem ersten dieser Fälle kam eine A. uterina aus dem Truncus hypogastric. und die andere aus dem vorderen Endstamm; in dem zweiten Fall entsprang eine A. uterina gemeinschaftlich mit der A. vesical. infer., die andere mit der A. haemorrhoidalis media.

Fredet (16) findet keine Fossa ovarica beim Fötus und hebt die Wichtigkeit der Fossa ovarica für das Auffinden der A. uterina zum Zweck der Unterbindung derselben hervor; man unterbindet die Arteria uterina an der vorderen Kante des Ureters da, wo sie aus der A. hypogastrica entspringt. Siehe auch Hartmann und Fredet (17). Eine andere Methode der Unterbindung der A. uterina stammt von Altuchoff und Snegireff (18) und gründet sich auf die anatomische Beobachtung, dass beim Anziehen des Ligam. teres uteri die A. uterina von dem Harnleiter und der ihn begleitenden Vene abgezogen wird. Die Operationstechnik ist folgende: Nach Eröffnung der Bauchhöhle wird das runde Mutterband nach rechts gezogen. Hierauf Schnitt von 3 cm Länge, 1 cm von der Linea innomin. entfernt, mit Eröffnung des vorderen Blattes des breiten Mutterbandes parallel und dicht hinter dem Ligam. teres. Indem man sich an die Hinterfläche des vorderen Blattes hält, erreicht man 12—16 mm weit in der Tiefe die A. uterina und kann sie hier ohne Gefahr (?) der Verletzung des Harnleiters unterbinden.

Fredets Auffassung — die übrigens längst von den meisten neueren Anatomen geteilt wird —, dass der Uterus nur von der A. uterina, das Ovarium dagegen sowohl von der A. uterina, wie von der A. spermatica interna versorgt wird, beruht wohl nur darauf, dass man jetzt die Grenze der A. uterina weiter seitwärts verlegt als früher. In älteren anatomischen

im Becken fand Funke 9—10 cm und hält deshalb die Angabe Freunds von 13,5 cm nicht als zutreffend.

Hierin ist Fuuke nicht beizupflichten, denn ohne gleichzeitige Berücksichtigung der Körpermaasse und der Weite des Beckens haben derartige Messungen nur geringen Wert. In der Ebene des Orific. externum-uteri fand Funke eine Entfernung der Ureteren unter einander von 6—7 cm.

Der linke Ureter liegt nach Funke deswegen der seitlichen Uteruskante näher als der rechte, weil die linke Kante des Uterus nach vorn gedreht ist. Bekanntlich ist diese Lage des Uterus indessen nicht konstant.

Nach Waldeyer (2) ist das distale Ende des Ureters (der extramurale Blasenteil) mit einer muskulösen von der Blasenmuskulatur stammenden Scheide, Ureterscheide, umgeben, welche sich leicht abpräparieren lässt; nach Entfernung derselben erscheint das eigentliche Ureterrohr hier eng, und bleibt auch, sich noch weiter verjüngend, enge im intramuralen Abschnitte bis zur Mündung.

Der Harnleiter kommt dem Mastdarm am nächsten bald nach seinem Eintritte in das kleine Becken, da, wo er in seiner dem Kreuzbeine ähnlichen Sagittalkrümmung am meisten nach hinten gelangt; die Entfernung beider Teile beläuft sich hier jedoch noch auf 2,5 cm links, rechts ist sie noch grösser (Fuchs). Faytt gegenüber betont Waldeyer, dass der Ureter innerhalb des Beckens wohl medianwärts dem Mastdarm sich nähert, gleichzeitig aber nach vorn sich wendet, sodass der Ureter bei Operationen vom Rektum aus nur ganz ausnahmsweise in Gefahr kommen kann. Bei gefülltem Rektum kommt, nach Holl, das unterhalb der Arteria uterina belegene Stück des rechten Ureters auf eine kurze Strecke nahe an den Mastdarm heran.

Nach Faytts (14) Maassangaben liegt der linke Ureter 0,6—2 cm, der rechte 2—3 cm von der Cervix uteri entfernt. Waldeyer findet, dass unter Umständen auch der rechte Ureter näher an die Cervix heranrücken kann.

Gefässe.

Von den von der Britischen anatomischen Gesellschaft (15) angeregten Sammelforschungen betrifft eine die Verzweigungen der A. hypogastrica (A. iliaca interna der Briten). Die Forschungen waren nicht zahlreich genug, um aus dem Ergebnis derselben ein endgültiges Resultat aufzustellen. Hier soll nur die Arteria uterina Berücksichtigung finden. Vorausgeschickt muss werden, dass das Comité für die Sammelforschungen

wand abgehenden Zweig, welcher selbst in dem Uterus des Neugeborenen, wie ein anderes von des Verfassers Präparaten zeigt, bei gut gelungener Injektion sichtbar wird.

Die queren Anastomosen liegen innerhalb der Muskulatur und zeigen besonders an der hinteren Fläche einen bogenförmigen Verlauf mit der Konvexität nach dem Fundus hin. Die queren Anastomosen stehen durch sehr zahlreiche longitudinale Anastomosen (Hyrtl) in ausgiebiger Verbindung miteinander, besonders im Bereich der oberen Hälfte des Uterus. Von den queren und longitudinalen Anastomosen gehen, wie Hyrtl bereits nachgewiesen hat, zahlreiche Äste zu den verschiedenen Schichten der Uteruswand, wodurch drei arterielle mit einander ausgiebig verbundene Gefässschichten entstehen: die subperitoneale, die parenchymatöse und submuköse Schicht.

Der geschlängelte Verlauf, die korkzieherartigen Drehungen und die Aufknäuelungen der Gefässe treten an diesem Präparate besonders deutlich hervor, weil der Uterus durch die Geburt des reifen Kindes sich soeben stark verkleinert hatte und von einer Rückbildung der Gefässe noch nicht die Rede sein konnte. Die Angabe Hyrtls, dass die Gefässspiralen überwiegend rechtsläufig sind, findet sich an dem Präparat bestätigt. Die Aufknäuelungen und Spiralen finden sich hauptsächlich an den Verzweigungen der A. uterina, weniger an den Hauptstämmen. Die Aufknäuelungen sind an dem Präparate besonders stark vertreten im Bereich der unteren Hälfte des Uterus, also an demjenigen Teil, welcher während der Geburt einer Dehnung ausgesetzt ist.

Das Präparat zeigt ferner, dass der ganze Uterus von direkt abgehenden Zweigen der A. uterina versorgt wird. An den von Hofmeier und Broeckaert beschriebenen und an einigen älteren Präparaten fanden sich keine direkten Zweige zu der unteren Hälfte des Uterus, woraus die Schlussfolgerung gezogen worden ist, dass das sog. untere Uterussegment von dem Corpus aus mit Arterien versorgt wurde. Diese Ansicht ist nicht richtig und der ihr zu Grunde liegende Befund ist wohl nur auf eine mangelhaft gelungene Injektion zurückzuführen; eine frühe Teilung der A. uterina auf der einen oder der anderen Seite kann den Injektionserfolg erschweren. Aus allen älteren Präparaten mit wohl gelungener und vollständiger Injektion der Arterien, wie auch aus diesem Uterus geht ganz deutlich hervor, dass die A. uterina in ihrem ganzen Verlaufe längs der Uteruskante überall Zweige zu der unteren Uterushälfte abgiebt.

Nach einer anderen Sammelforschung der Britischen anatom. Gesellschaft (15) über die Verteilung der Lymphdrüsen längs der Beckenarterien liegt eine Gruppe von Lymphdrüsen (Glandul. iliacae externae) an

der äusseren Kante der A. iliaca externa, eine andere in dem Winkel zwischen A. iliaca externa und A. hypogastrica (Glandulae iliacae internae anteriores) und eine Gruppe hinter der A. hypog. (Gl. il. int. posteriores). Da wo die A. iliaca externa unter das Poupartsche Band tritt liegt an seiner oberen äusseren und unteren inneren Kante je eine Lymphdrüse (Glandula epigastric. infer. u. Gland. supra cruralis). Eine Drüse (Gl. obturatoria) liegt an der Durchtrittsstelle der Gefässe durch die Membrana obturatoria. Diese Aufstellung über die Verteilung der Lymphdrüsen ist jedoch nur eine vorläufige.

Die Untersuchungen Bruhns (19) sind im anatomischen Institut zu Berlin an Kinderleichen angestellt worden; erwachsene weibliche Leichen und auch männliche Kinder wurden zur Kontrolle herangezogen.

Die Injektionen wurden nach Gerotas Angaben mit Farbflüssigkeit ausgeführt (Anatom. Anzeiger 1896. Bd. 12). Die Einzelheiten der Technik müssen im Original nachgesehen werden.

Entgegen der Ansicht von Auspitz (Arch. f. Dermatologie 1873. Bd. 5. pag. 443) fand Bruhns mehrere Drüsen unter der Fascia lata in der Gegend des Schenkelringes; dieselben sind allerdings nicht konstant, nur die Rosenmüllersche lässt sich immer nachweisen. Ausser der letzteren sah er in sieben unter 20 Fällen 1—4 Drüsen, welche auf und an den grossen Schenkelgefässen, teils lateral, teils medial von der Vena femorelis sich hinstreckten; etwa von der Stelle der Einmündung der V. saphena magna in die V. femoralis an zogen sie sich nach abwärts. Diese Drüsen waren teilweise so klein, dass sie ohne Injektion, die in seinen Fällen zustande kam durch Einspritzung in die über der Fascie gelegenen Drüsen, in der That sehr leicht übersehen worden wären. An die Rosenmüllersche Drüse schliessen sich oft eine oder zwei Drüsen an, die unmittelbar am Ligam. Pouparti, aber bereits in der Beckenhöhle liegen.

Die Verteilung der oberflächlichen Leistendrüsen ist so variabel, dass ein Schema, wie solches von mehreren Autoren aufgestellt worden ist, nur selten mit dem Befunde an der Leiche sich vollkommen deckt. Am zutreffendsten fand Bruhns noch die Einteilung von Sappey. —

Von den Lymphkapillaren der grossen Labien gehen fünf bis acht oder noch mehr Äste zu den Leistendrüsen. Von diesen Ästen verlaufen einige ziemlich gestreckt zu den Drüsen, namentlich die Stämme, die sich vom mittleren Teil der Labien abzweigen. Die vom oberen Teil kommenden steigen dagegen gewöhnlich erst ein Stück senkrecht in die Höhe nach dem Mons veneris zu, um dann in scharfem Winkel seitlich sich zu wenden. Von dem unteren Teil der Labien wiederum ziehen die Äste öfters erst parallel am äusseren Rand der Labien entlang und biegen dann plötzlich

nach der Drüse zu um. Es sind namentlich die oberen und inneren Gruppen der Glandul. inguinales superficiales, zu denen die Stämme von den grossen Labien ziehen. Alle Gruppen der Leistendrüsen stehen indessen untereinander in Verbindung und so gelangt auch die Lymphe indirekt in die Drüsen der anderen Gruppen. Mitunter begiebt sich auch ein Lymphgefässstamm direkt zu einer entfernter gelegenen Drüse. —

Die Lymphbahnen der kleinen Labien hängen innig zusammen mit denen der grossen und der Clitoris. In einer Anzahl von Fällen liessen sich Drüsen der andern Seite auf Einstich in das kleine Labium der einen Seite füllen; entweder gelangte die Injektionsflüssigkeit direkt in die betreffende Drüse oder sie drang erst in das Lymphsystem der andern Seite und von dort in die Drüsen. In diesem Befund sucht Bruhns die Erklärung der klinischen Thatsache, dass z. B. ein Ulcus an einem Labium die Inguinaldrüsengruppen beider Seiten zur Schwellung bringt.

Die Injektion des Lymphsystems der Bartholinschen Drüse ist sehr schwierig und es gelang auch Bruhns nicht die abführenden Gefässe derselben mit Sicherheit nachzuweisen.

Die Lymphgefässe der Scheide lassen sich am besten injizieren nachdem man von der Bauchhöhle her durch die Blase hindurch die vordere Scheidenwand in ihrer ganzen Länge durchtrennt; alsdann liegt die auseinander gebreitete Scheidenwand bequem zur Injektion frei. Vor der Injektion ist es unbedingt nötig (Poirier) die Oberfläche der Scheidenwand mit Äther oder Terpentin sorgfältig abzureiben. Ausserordentlich flache Einstiche sind nötig.

Die Lymphbahnen der Scheidenschleimhaut hängen mit denen der Muscularis zusammen, sodass man die gleichen abführenden Stämme durch Einstich in die eine oder die andere dieser Schichten erhält. In Bezug auf Verlauf und Einmündung dieser fand Bruhns im wesentlichen die Angaben Poiriers bestätigt, nur hält er dessen Einteilung der Lymphstämme in einen unteren, mittleren und oberen Bezirk für zu schematisch. Die Drüsen, zu welchen die Lymphgefässe der Scheide ziehen, liegen zwischen A. hypogastrica und Rektum, etwa am Ursprung der A. uterina; aber auch zu den Drüsen — sogar zu den oberen — des Plexus iliacus in dem Winkel zwischen A. hypogastrica und A. iliaca externa verlaufen Lymphgefässe direkt und beide Gruppen stehen ausserdem mit einander in Verbindung.

Die von Poirier bei Kindern beschriebene durch den Hymen gegebene Trennung im Verlaufe der Lymphgefässe fand Bruhns nicht bestätigt; das Lymphsystem der Scheide steht mit demjenigen der kleinen

Labien (und somit auch mit den Inguinaldrüsen) in Verbindung. Die Hauptbahnen gehen indessen zu den Drüsen in der Beckenhöhle.

Die utero-vaginale Drüse Sappeys hat Bruhns in zwei Fällen direkt oberhalb der Vereinigung von Uterus und Vagina dicht am Collum gefunden; sie bezog ihren Zufluss vom Collum her. In den übrigen Fällen fand er keine Drüsen am Collum sodass also die vielfach bestrittene Drüse in der Regel nicht vorhanden ist. Den von Moran (Compt. rendus de la Soc. de Biologie 1894) angegebenen Zusammenhang zwischen dem Lymphsystem der Vagina und des Rektum fand Bruhns in vier Fällen bestätigt, indem Lymphstämme von der hinteren Scheidenwand, teilweise neben der A. haemorrhoidalis superior verlaufend, zu einer unter der Rektalfascie liegenden Drüse hinzogen.

Ebensowenig wie Sappey und Poirier gelang es Bruhns das Lymphnetz der Mucosa uteri über grössere Bezirke zu injizieren. Durch Einstich in die Mucosa füllen sich dieselben abführenden Lymphstämme, wie durch Injektion von der Muscularis aus. In Übereinstimmung mit Poirier fand er, dass das Lymphsystem des Collum zu 2—3 Stämmen sich vereinigt, welche zu den Drüsen im Winkel zwischen A. iliaca externa und A. hypogastrica ziehen.

Die Lymphbahnen des Corpus sind mit denen des Collum uteri durch reichliche Anastomosen verbunden.

Die Lymphgefässe des Corpus teilt Bruhns in vier Gruppen: Zwei oder mehrere Äste liefen meist vom mittleren Teil des Corpus quer hinüber zu den Drüsen im Winkel zwischen A. iliaca externa und A. hypogastrica und zwar meist zu den oberen dieser Drüsen.

Eine zweite Gruppe von Lymphstämmen, etwa zwei an Zahl, zog dem oberen Rande des Lig. latum folgend bis unter das Ovarium, wo ein ziemlich reichliches Geflecht von Lymphgefässen sich findet. Von diesem Plexus begaben sich ein bis zwei Stämme zu den vor und neben der Aorta gelegenen Lumbaldrüsen (His u. A.). — Eine dritte Gruppe breitete sich als feine Stämme beiderseits vom Fundus uteri aus auf die Wand der Tuben. Endlich zogen vom Fundus uteri aus sehr dünne Äste im Ligam. rotundum zu den Leistendrüsen.

In einem Falle fand Bruhns ein kleines Drüschen dort, wo der Ureter die A. uterina kreuzt; es bezog einen dünnen Ast vom Corpus uteri her.

Die Lymphgefässe der Tubenwand (Schleimhaut wie Muskelhaut) sind schwierig zu injizieren. Die abführenden Gefässe gehen zu dem Plexus im Hilus ovarii.

Die Lymphgefässe des Eierstocks ziehen zu den Lumbaldrüsen, wie His und ältere Anatomen bereits nachgewiesen haben.

Bei Cruikshank (The Anatomy of the absorbing vessels of the human body. London 1786) finden sich bereits genaue Angaben über das Lymphsystem des weiblichen Genitalapparates, welche sich im wesentlichen mit den heutigen Anschauungen und auch mit vielen der obigen Befunde von Bruhns decken.

Es scheint überhaupt, als werden die älteren Arbeiten über das Lymphsystem nicht hinreichend von den jüngeren Arbeitern gewürdigt. Und doch sind unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete sehr alt. Ludwig (Cruikshanks u. A. neuere Beiträge zur Geschichte und Beschreibung der einsaugenden Gefässe des menschlichen Körpers. Leipzig 1794) konnte nicht weniger denn 250 Schriftsteller anführen, welche seit der Entdeckung des Ductus thoracicus (1564 durch Bartholin und Eustachi) die Lymphgefässe des menschlichen Körpers erläutert hatten, darunter viele, die sich mit denjenigen der Genitalien beschäftigt hatten, vor allem Mery, Morgagni, Winslow, Hunter, A. von Haller, Cruikshank, Mascagni (siehe W. Nagel [12]).

Peisers (20) Ergebnisse stimmen im wesentlichen mit den obigen überein. Nach ihm bilden sowohl die Glandulae hypogastricae als auch die Glandulae sacrales laterales die erste Drüsenstation des Collum uteri. Zu den Glandulae sacrales laterales gelangt die Lymphe durch 1—2 Stämme, die doch nicht ganz konstant scheinen und welche in den Ligg. sacrouterina verlaufen.

Auf Grund klinischer Fälle von Vereiterung der Lymphdrüsen bei Vulvovaginitis ohne Schankergeschwüre kommt Rille (21) zu dem Schlusse, dass eine direkte Verbindung zwischen dem Lymphsystem der Bartholinschen Drüse und den Leistendrüsen besteht.

Gerota (22) hat mittels seiner vorzüglichen Injektionstechnik nachgewiesen, dass die Lymphkapillaren der Haut des Thorax, des Bauches und des Rückens ein einziges zusammenhängendes, beiden Körperhälften gemeinsames Kapillarsystem bilden; nur die Gefässstämme, die aus jenen Lymphkapillaren sich entwickeln, werden in ihrer Lage und Richtung durch die Mittellinie des Körpers bestimmt.

Ferner gelang es Gerota, Lymphgefässe zu injizieren, welche die perforierenden Äste der A. mammaria interna begleiten und welche den Brustmuskel und Brustkorb durchbohren, um in die dem Verlaufe der Arteria mammaria interna folgenden Lymphgefässe zu münden.

Endlich vermochte Gerota in einem Falle ein Lymphgefäss, wenigstens teilweise, zu injizieren, welches von der rechten Brustseite ausgehend

sich nach unten und innen wandte und zwischen dem Sternal- und Costalursprunge des Musc. rectus abdom. hindurch sich zur Art. epigastrica superior begab. Längs dieser Arterie und der Anastomose, welche sie mit der Art. epigastrica inferior eingeht, verlief das Lymphgefäss zu einer unmittelbar unter der Douglasschen Linie liegenden grossen Drüse derjenigen Gruppe, welche die A. epigastrica inferior begleiten und welche von Gerota unter dem Namen Lymphoglandulae epigastricae inferiores früher (Anat. Anzeiger 1896) beschrieben worden sind. Auf diesem Wege ist also bei Carcinoma mammae eine Infiltration der Leistendrüsen möglich.

Äussere Genitalien, Scheide.

Von den von Bergh (23) berichteten anatomischen Einzelheiten der äusseren weiblichen Genitalien sei — mit Rücksicht auf die Meinungsverschiedenheiten zwischen englischen und französischen Autoren über die Bedeutung von „la fourchette" — hier erwähnt, dass die kleinen Labien bei Frauen, die nicht geboren oder jedenfalls nur ganz früh abortiert haben, am häufigsten hinten ein Frenulum bilden. Mitunter findet sich unterhalb dieses Frenulum noch ein Querband zwischen den grossen Labien, eine Commissura labiorum post.

Unter 2981 Individuen fehlten die Nymphen nur 6 mal vollständig; 10 mal fehlte entweder die linke oder die rechte. Klein waren die Nymphen bei 253 von den erwähnten 2981 Individuen; bei 620 erstreckten sie sich bis zu etwa der Mitte, bei 183 über die Mitte der grossen Labien. Bei 209 Individuen setzten sich die beiden Nymphen bis an das Hinterende des Vestibulum fort, ohne aber sich miteinander zu verbinden. Bei 1238 gingen die Nymphen hinten ineinander über; bei 169 von den letztgenannten 1238 Individuen mit einem Frenulum nympharum ging von diesem eine meistens mediane einfache oder am Ursprunge gabelige Falte aus, welche zuweilen bis in die Analgrube sich erstreckte.

Um ebenfalls einen Beitrag zu liefern zur Lösung der oben berührten Frage, ob das Frenulum labiorum pudendi — la fourchette der Franzosen — entweder von den grossen oder von den kleinen Labien gebildet wird, oder von beiden, hat Blacker (26) 397 Frauen genauer daraufhin untersucht. In 49 beziehungsweise 54 Fällen war es unmöglich, eines Dammrisses wegen die Anatomie der betreffenden Teile festzustellen.

Bei 52 (14,9 %) wurde das Frenulum lab. pud. von den kleinen Labien gebildet, bei 292 stellte es eine Hautfalte dar, welche anscheinend das hintere Ende der beiden grossen Labien vereinigte.

Von 344 Frauen, bei welchen das anatomische Verhalten genau bestimmt werden konnte, waren 45 Jungfrauen; bei 6 (13,3 %) von diesen Jungfrauen wurde das Frenulum von den kleinen Labien, bei 39 von den grossen gebildet.

Von den übrigen 299 Frauen, welche nicht Jungfrauen waren, wurde das Frenulum lab. post. bei 253 von den grossen, bei 46 (18 %) von den kleinen Labien gebildet.

Von den letztgenannten 46 waren 11 (24 %) kinderlos und von den 253, bei welchen das Frenulum von den grossen Labien gebildet wurde, hatten 89 (35 %) ebenfalls nicht geboren.

Unter den 52 Frauen, bei welchen das Frenulum von den kleinen Labien gebildet wurde, hatten 35 Kinder gehabt und von diesen 35 hatten nur 3 (8,5 %) einen tieferen (definite) Dammriss bei der Geburt erlitten — abgesehen von den unvermeidlichen kleineren Einrissen an der Vulva — während von 35 anderen Frauen, die Kinder geboren hatten und bei welchen das Frenulum lab. pud. von den grossen Labien gebildet wurde, nicht weniger denn 14 (40 %) einen grösseren (definite) Dammriss hatten.

In diesen Zahlen sieht Blacker — allerdings mit Vorbehalt — eine Bestätigung der Ansicht Ballantynes, dass Frauen, bei welchen das Frenulum pud. lab. von den kleinen Labien gebildet wird, weniger leicht eine tiefere Verletzung (bad tear) des Dammes erleiden.

Ob die obigen Zahlen sich indessen in dieser Weise verwerten lassen, scheint mir doch fraglich, denn man müsste doch erst feststellen, in welcher Weise die Frauen entbunden worden sind, ob künstlich oder natürlich; eine schwere Zange bei hochstehendem Kopfe, die Extraktion eines grossen Kindes aus Beckenendelage wird einen grossen Dammriss verschulden können — selbst wenn auch das Frenulum pudendi von den kleinen Labien gebildet wird.

Blacker meint, dass die verschiedene Bildung der „fourchette" mit der Entwickelung der äusseren Genitalien und der Pubertät zusammenhängt und schlägt im übrigen vor, die Ausdrücke Commissura anterior et posterior, weil verwirrend, fallen zu lassen; die Commissura anterior ist gleichwertig mit dem Mons veneris und der Name Commissura posterior ist entbehrlich.

Waldeyer (2) teilt die Ansicht derjenigen, welche wie Luschka, Bergh, Lamb, Savage, Ballantyne, Cullingworth, Coe und Nagel u. A. meinen, dass man als „Frenulum labiorum" nur die hintere bogenförmige Vereinigungsfalte der kleinen Schamlippe zu bezeichnen habe.

Das Frenulum ist also nur bei Kindern, Jungfrauen und bei Nulliparen, sofern sie nicht zu häufigen Geschlechtsverkehr gepflogen haben,

zu finden. Bei Frauen und bei solchen, die häufiger geschlechtlichen Verkehr gehabt haben, gehen die kleinen Labien am häufigsten in die innere Fläche der grossen Labien über und es fehlt dann ein Frenulum lab. pudendi; durch Spreizung der grossen Schamlippen spannt sich jedoch immer eine Hautfalte zwischen den grossen Schamlippen, welche den vorderen Rand des Dammes (Dammsaum) bildet.

Pretti (27) fand an seinem, aus der anatomischen Anstalt des städtischen Krankenhauses Friedrichshain in Berlin stammenden Material die Angabe der meisten Anatomen bestätigt, dass Drüsen nicht zu den regelmässigen Bestandteilen der Scheide gehören. Zu derselben Ansicht ist er gelangt auch mit Bezug auf die Lymphknoten (Lymphfollikel), welche nach der heute herrschenden Anschauung besonders in dem oberen Teil der Scheide vorkommen. Er meint, aber wohl mit Unrecht, dass die sogenannten Lymphfollikel weiter nichts sind als quergetroffene stark infiltrierte Papillenspitzen oder knotige umschriebene Wucherungen, die sich nur dann finden, wenn die Epidermis sich auch sonst in einem entzündeten Zustand befindet.

Carl Ruge (24a) kommt, wie vor ihm v. Koelliker, Martin und Legay, Wertheimer u. a. zu dem Schlusse, dass im extrauterinen Leben Talgdrüsen an den kleinen Labien sich neubilden. Man findet beim geschlechtsreifen Individuum Talgdrüsen, die vor der Geschlechtsreife nicht da waren. Dabei handelt es sich nicht um die Vergrösserung eines vorher schon angelegten, vorhandenen Organs, welches sich mit dem Eintritt der Geschlechtsreife oder kurz vorher weiter entwickelt, sondern um eine wirklich neu entstehende Bildung. Bei neugeborenen Mädchen fand C. Ruge an den kleinen Labien keine Talgdrüsen; im dritten und vierten Lebensjahre sah er Verdickungen des Epithels an der medianen Seite der kleinen Labien, die dann später (im fünften bis zehnten oder elften Jahre) unter weiterer Vergrösserung hohl werden, einen schmalen Kanal im Innern erhalten und Verästelungen bekommen. In späteren Jahren entwickeln sich diese zu rundlich kugelig acinösen Läppchen. Mit Beginn des Greisenalters schwinden die Drüsen in den kleinen Labien meist vollständig.

An den grossen Labien meint Carl Ruge ebenfalls, dass eine extrauterine Neubildung von Talgdrüsen neben den bei Neugeborenen bereits vorhandenen stattfindet und zwar unabhängig von dem Eintritt der Pubertät.

Wertheimer, der von den oben genannten früheren Autoren sich am eingehendsten mit der Entwickelung der Talgdrüsen beschäftigt hat, dessen Arbeit aber, wie es scheint, wenig beachtet wird, hat übrigens

bereits Zeitangaben über die Entwickelung der Talgdrüsen der kleinen Labien gemacht (Comptes rendus de la Soc. de Biologie. Tome 4 de la Ser. 7. pag. 713. Paris 1882), die etwas von den Angaben Ruges abweichen. Wertheimer sagt, dass man bei vier und fünf Monate alten Kindern die ersten Spuren der Talgdrüsen in Gestalt von cylindrischen oder kegelförmigen Zapfen, die kaum tiefer als die interpapillären Einsenkungen des Reti Malpighi herabreichen. Im dritten Jahre haben die epithelialen Einsenkungen an ihren Enden kleine rundliche Sprossen, die aus noch unveränderten Epithelzellen bestehen. Gegen das fünfte Jahr sind einige dieser epithelialen Zapfen mit einer Höhle versehen, welche bereits einige Fetttropfen enthalten und mittelst eines gestreckten Ausführungskanales mit der Oberfläche in Verbindung stehen. Bis zur Pubertät nehmen die Drüsen, die unabhängig von Haarfollikeln sind, an Zahl und Umfang zu und zwar durch Neubildung; erst während der Schwangerschaft erhalten sie, wie die Talgdrüsen der Mamilla, deren Entstehung eine ähnliche ist wie die der kleinen Labien, ihre volle Entwickelung.

Bei künftigen Untersuchungen auf diesem Gebiete müssen beide Arbeiten auf ihre Richtigkeit geprüft werden; wahrscheinlich sind die abweichenden Zeitbestimmungen wohl rein individueller Natur.

Die Bartholinsche Drüse ist nach Bergh (24) oft ausserhalb und nur wenig unterhalb der Commissura vulvae post. fühlbar, mitunter gleichsam durch einen ganz kurzen Strang an den Ramus ascendens ischii geheftet. Von 503 Individuen wurde bei 440 nur die Drüse abgetastet, bei 38 war nur der Drüsengang fühlbar; bei 25 fühlten sich die Drüse und der Gang deutlich durch.

Bergh hat, wie andere Autoren vor ihm, auch eine Verdoppelung des Ausführungsganges gesehen.

Das Sekret ist eiweissartig oder gummiartig klebrig, dem klaren Sekret des Cervikalkanales nicht unähnlich, farblos, hyalin, alkalisch oder wenigstens neutral; es enthält nur eine geringe Menge von Epithelzellen, es koaguliert nicht auf Zusatz von Essigsäure und enthält kein Mucin.

Die Leistendrüsen schwellen nach Bergh bei Vereiterungen der Drüse selten an und zwar meistens nur, wenn die Haut oder Schleimhaut mit erkrankt ist. Diese Beobachtung würde gegen einen Zusammenhang des Lymphsystems der Bartholinschen Drüse mit den Leistendrüsen sprechen, wie er von Rille angenommen wurde (siehe oben pag. 230).

Uterus.

Bei seinen Untersuchungen von Uteri von Neugeborenen und Kindern fand v. Mandach (28) die bekannten Verhältnisse mit Bezug auf Erhaltung und Verlauf des Wolffschen Ganges bestätigt; am häufigsten fand er ihn nur im unteren Teil des Corpus und oberen Teil der Cervix. Die Verhältnisse des Wolffschen Ganges in der Scheide hat er nur in wenigen Fällen ganz oder teilweise untersucht; jedoch erwähnt v. Mandach, dass er nur dreimal den Gang im oberen Teil der seitlichen Vaginalwand (bis etwa 1 cm unterhalb der Portio vaginalis, Alter der betreffenden Individuen wird nicht angegeben) bis zu seinem Ende dicht unter das Vaginalepithel hat verfolgen können.

Die irrige gynäkologische Anschauung von dem Verlaufe der Wolffschen Gänge parallel zu einander in der vorderen Scheidenwand und der Identität derselben mit den sogenannten Skeneschen Gängen ist also wohl nun endlich begraben.

Die Anordnung der Muskelhaut des Wolffschen Ganges fand v. Mandach besonders schön im Bereich des Corpus uteri und so wie Rieder sie bereits beschrieben hat: zwei verhältnismässig dicke längsverlaufende Muskelschichten und dazwischen eine zuweilen unterbrochene Ringmuskelschicht. In den Fällen, wo ein epitheliales Lumen fehlt, hat die Muskelwand ihre Eigentümlichkeit behalten, so dass man nach v. Mandachs Ansicht berechtigt ist das solide Muskelbündel auf den Wolffschen Gang zu beziehen.

Das Cylinderepithel des Wolffschen Ganges fand er nicht, wie Rieder zweischichtig, sondern einschichtig. Letzterer Befund wird ohne Zweifel der richtigere sein, weil er den Verhältnissen bei Embryonen entspricht.

In Übereinstimmung mit den bereits bekannten Thatsachen fand er die Drüsen in der Cervix stets gut entwickelt. Die Drüsen des Corpus waren dagegen, wie Wyder bereits nachgewiesen hat, bei Neugeborenen und bis zum Alter von 5 Jahren, mitunter noch bis zum Alter von 10 Jahren nur schwach entwickelt.

„Abgesprengte Schleimhautstücke" fand v. Mandach nur einmal im Corpus nahe am Fundus dicht unter der Serosa bei einem 5jährigen Mädchen, in Gestalt einer kleinen cystischen mit Cylinderepithel ausgekleideten Höhle.

R. Meyer (29) schildert die Faltungen an der Innenseite der Uteruswand wodurch die eigentümliche auf dem Querschnitt wie ein liegendes S aussehende Gestalt der Uterushöhle bei Föten, Neugeborenen und

jüngeren Kindern zustande kommt, und welche bereits länger bekannt sind (siehe u. a. Dohrn, Tourneux: Tourneux et Legay, Memoire sur le développement de l'Uterus et du vagin. Journ. de l'Anat. et de la Physiologie 1884). Frühere Untersucher fassten sie als die Plicae palmatae auf, welche bekanntlich noch bei Kindern bis zu 12 Jahren sich bis zum Fundus erstrecken können; Meyer fasst sie als Wirkungen der verschiedenen Druckverhältnisse im Cavum uteri auf, ohne indessen überzeugend darzulegen, weswegen und in welcher Weise so grosse Druckschwankungen im Uterus zustandekommen.

In Übereinstimmung mit älteren Untersuchern (Wyder u. A.) fand Meyer die Cervicaldrüsen bereits bei älteren Föten und Neugeborenen gut entwickelt. Im Gegensatz zu Anderen fand er bei Neugeborenen und älteren Föten, dass von der Schleimhaut ausgehende Drüsen im Corpus „keine allzugrosse Seltenheit" seien, er fand sie in sieben Fällen.

Klein (30) macht in einer kurzen Übersicht allbekannter Beobachtungen auf die Formveränderungen aufmerksam, welche das Uterusepithel physiologisch erleidet in der Schwangerschaft, durch den Regenerationsprozess, Sekretion, durch Seitendruck bei rascher Neubildung von Epithelzellen. Bei starkem Seitendruck sind die Zellen, wie bekannt, hohe Cylinder, bei geringerem Drucke nähern sie sich mehr der kubischen Gestalt.

Mandl (30a) bestätigt durch seine Untersuchungen an frischen menschlichen Uteri, die durch Totalexstirpation gewonnen waren, die Angabe Hofmeiers (Centralblatt f. Gynäkologie 1893), dass der Wimperstrom von oben nach unten zu, d. h. vom Fundus nach dem Orific. uteri gerichtet ist.

Heil (31) hat dreimal bei Nulliparen Einkerbungen am äusseren Muttermunde gefunden, die er für angeboren hält, und auf deren Bedeutung für die forensische Medizin er hinweist.

Herlitzka (32) fand bei Kaninchen, Meerschweinchen und Katzen markhaltige Nervenfasern in der Uteruswand, welche dort mit Endbäumchen frei endigen, ohne mit den sympathischen Nerven oder mit den Muskelfasern im Zusammenhange zu stehen.

In dieser sehr fleissigen Dissertation (31a) der jetzt eingegangenen deutschen Universität Dorpat, aus welcher so viele ausgezeichnete Doktorarbeiten hervorgegangen sind, beschreibt Weidenbaum die Ganglien, welche er, wie Knüpfer bei den Fledermäusen, an den Gebärorganen der Vögel, Reptilien und Amphibien gefunden hat.

Weidenbaum misst diesen Ganglien dieselbe Bedeutung für die Geburt der Frucht beziehungsweise des Eies bei, welche sie nach Keilmann und Knüpfer für den Geburtsbeginn bei den Säugern haben.

Sobald der Uterus — durch die Frucht oder das Ei — eine gewisse Grösse erlangt hat, wird ein Druck auf die Ganglien ausgeübt, welcher die Wehenthätigkeit auslöst. Aus der Litteratur weist Weidenbaum nach, dass auch die Ausstossung von Eier und Laich unter wehenartigen Erscheinungen stattfindet.

Westphalen (33) studiert an ausgeschabten Stücken Regeneration der Uterus-Schleimhaut und fand während der Menstruation wie in den ersten Tag nach derselben so gut wie keine Mitosen. Vom 6. bis 18. Tage nach der Menstruation lassen sich dagegen stets recht reichliche Kernteilungsfiguren nachweisen. Die Regeneration durch Zellteilung betrifft die sämtlichen Elemente, welche die Uterusschleimhaut zusammensetzen. Im Oberflächenepithel liegen die Mitosen vorwiegend in der meist etwa grübchenförmig eingezogenen Umgebung der Drüsenausführungsgänge. Den Höhepunkt scheint die Regeneration etwa am 14. und 15. Tage nach Beginn der Menstruation zu erreichen. Die Zeit vom 18. Tage p. m. bis etwa zum Ende der nächsten Menstruation ist als Ruhestadium zu bezeichnen. Amitotische Zellteilung hat Westphalen niemals gesehen.

Eine regelmässige Abstossung des Oberflächenepithels findet während der Menstruation nicht statt. Überschüssige Epithelstücke und solche, die durch sehr ausgedehnte Blutansammlung von ihrer Unterlage abgetrennt sind, werden nur abgestossen. Diese entblössten Stellen werden in der Weise gedeckt, dass das Epithel der freigelegten oberen Drüsenabschnitte, welche durch die Abschwellung der Schleimhaut locker und verschieblich geworden, sich über die entblössten Stellen legten um vorläufig die Funktion als Deckepithel zu übernehmen. Erst später findet die endgültige Regeneration statt. Diese Ansicht erscheint doch etwas künstlich.

Diffuse feinkörnige Fettinfiltration kommt zu allen Zeiten häufig in der normalen Uterusschleimhaut vor und steht in keiner ursächlichen Beziehung zur menstrualen Blutung. Am Ende der Menstruation besteht in der oberen Schleimhautschicht eine erhöhte Neigung zu stetiger Metamorphose des Protoplasma.

Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen hat Mandl (39), dessen Arbeit ungefähr gleichzeitig erschien, ausgesprochene Mitosen während der Menstruation gefunden, nicht allein im Epithel, sondern auch im Zwischendrüsengewebe in den tieferen wie in den oberen Schichten der Schleimhaut. Mandls Untersuchungen sind an Uteri gewonnen worden, die wegen unerheblicher Erkrankung während der Menstruation exstirpiert wurden. Diesem Vorgehen, welches sich übrigens schwer rechtfertigen lässt, verdankt er ein sehr wertvolles und beweiskräftiges Material.

Das Epithel der Schleimhaut geht nicht vollständig verloren, aber wird an mehreren Stellen abgestossen, in besonders grossem Umfange dort wo grössere Blutergüsse in den oberen Schichten der Schleimhaut stattfinden. Letztere gehören bekanntlich zum Wesen der Menstruation und von ihnen stammt das Menstrualblut her. Einen Durchtritt von roten Blutkörperchen durch das Epithel bestreitet Mandl, dagegen traf er häufig weisse Blutkörperchen im Epithel steckend.

Von einer blossen Abhebung des Epithels mit nachfolgendem Wiederanlegen und Verwachsen der abgehobenen Partien mit der Oberfläche, wie Gebhard u. A. meinen, ist nicht die Rede.

Die Deckung der entstehenden Epithellücken erfolgt sicher teils vom Oberflächenepithel selbst, teils von dem Epithel der Drüsenschläuche her und zwar auf dem Wege der mitotischen Zellteilung.

Während der Menstruation sind die Gefässe und Kapillaren der Schleimhaut, Arterien wie Venen, strotzend mit Blut gefüllt.

In den Zellen der Schleimhaut, wie des Drüsenepithels, der muskulären wie interglandulären Gewebe fand er eine mehr oder weniger ausgesprochene aber doch deutliche Ablagerung von Fetttröpfchen, die er mit Recht nicht als Zeichen einer fettigen Degeneration auffasst. Vergleiche hierzu die obigen Befunde Westphalens.

Als Ergänzung seiner Untersuchungen über die Menstruation bei Semnopithecus entellus (1894) veröffentlicht W. Heape (35 und 36) jetzt seine Beobachtungen über dieses Phänomen bei Macacus rhesus. Histologisch ist der Prozess gleich bei beiden Tierarten: Hyperämie, Berstung der oberflächlichen Gefässe der Schleimhaut mit Bildung von (Blut-) Hohlräumen, Zerfall und Abstossung der oberflächlichen Schicht der Schleimhaut und Bildung eines Gerinnsels (menstrual clot) in der Uterushöhle. Ausserdem untersuchte Heape zwei menstruierende Uteri vom Menschen und fand an dem einen eine Menstruationsstufe (Hyperämie, Erweiterung der Blutgefässe, besonders der subepithelialen), welche dem dritten und vierten Stadium bei Affen entsprach, an dem anderen eine solche entsprechend dem siebten Stadium bei Affen (Blutung, Abstossung der oberflächlichen Schicht der Schleimhaut); Decidualgewebe fand er nicht.

Nach Heape's in Indien gesammelten Beobachtungen menstruieren die Affen regelmässig, obwohl sie, wie es scheint, eine beschränkte Befruchtungsperiode (breeding season) haben. Letztere wechselt in Indien nach dem Klima. Hierdurch unterscheiden die Affen sich wesentlich von anderen Tierarten, die eine Brunstzeit haben, während welcher sie nur menstruieren und konzipieren; andererseits unterscheiden sie sich mit ihrer beschränkten Befruchtungszeit von den meisten höheren Primaten,

die zu jeder Zeit befruchtet werden können. Eine Ausnahme hiervon scheinen die Wilden von Queensland zu bilden, bei welchen die Befruchtungszeit eine beschränkte ist, obwohl sie regelmässig menstruieren. Bei den nördlichsten Eskimos hört während des langen arktischen Winters die Befruchtungsfähigkeit auf, aber gleichzeitig auch die Menstruation.

Um den Zusammenhang zwischen Ovulation und Menstruation zu studieren, hat Heape die Eierstöcke von zahlreichen Tieren eingehend untersucht. Unter 42 menstruierenden Exemplaren von S. entellus fand sich in den Eierstöcken kein einziger frisch geplatzter Follikel. Unter 17 menstruierenden Weibchen von M. rhesus fand sich nur bei einem Tier, welches gegen Ende der Menstruation (während der Bildung des Gerinnsels) getötet worden war, ein frisches Corpus luteum. Daraus folgt, dass bei Affen die Menstruation mit der Ovulation nicht zusammenzufallen braucht.

Seine Resultate fasst Heape folgenderweise zusammen:

Für Mensch und Affe, 1. Ovulation und Menstruation brauchen nicht notwendigerweise zusammenzufallen; 2. Menstruation kann sich einstellen ohne Ovulation. Für den Menschen allein: 3. Ovulation kann eintreten ohne Menstruation.

Die Theorien, welche über die Ursache der Menstruation aufgestellt sind, hält Heape für ungenügend; jedenfalls wird die Menstruation nicht durch den Druck oder Reiz von Seiten des wachsenden Follikels hervorgebracht.

Heape meint, dass ein Überschuss von Nahrungsstoffen, welcher bei Weibchen aller Tierarten vorhanden ist, den Reiz erzeugt, welcher sowohl die Ovulation wie Menstruation und Brunst hervorbringt.

v. Dittel (32a) stellte Untersuchungen an über den Gehalt des Uterus an elastischen Fasern; Organe aus dem Ende der Schwangerschaft und dem Beginn der Geburt standen ihm zur Verfügung. Als Färbmittel wandte er Orcein an.

v. Dittel fand die Angabe Dührssens bestätigt, dass der periphere Abschnitt der Cervixwand sehr reichliche elastische Fasern enthält, während dieselben im centralen Abschnitt derselben fast ganz fehlen. In der hinteren Muttermundlippe fand er mit den Muskelfasern gleichlaufende elastische Fasern.

In der peripheren Schicht der Corpuswand fand v. Dittel ebenfalls elastische Fasern; dieselben reichen fast bis zur Fornix vaginae herunter, sodass nur ein kleiner Abschnitt der Uteruswand frei ist von elastischem Gewebe. Im lockeren Zellgewebe des Septum utero-vesicale ist der Reichtum an elastischen Fasern gross.

Unter dem Peritonaeum liegt auch eine Schicht elastischer Fasern im Bereich des Uterus, wie im Bereich des Lig. teres uteri.

Die grösste Menge elastischer Fasern findet sich an der Cervix und an dem, dem unteren Uterussegment entsprechenden Teil.

Bei Neugeborenen sind die elastischen Fasern spärlich entwickelt, besonders im Fundus.

Tuben; Ligamentum latum.

Buchstab (46) untersuchte die Tuben von verschiedenen Altersstufen auf ihren Gehalt an elastischen Fasern. Zur Färbung verwendete er ausschliesslich Orcein (in Davidoffs Zusammensetzung). Bis zum Ende des ersten Lebensjahres enthält nur das Peritonaeum und das subseröse Gewebe elastische Fasern und zwar hauptsächlich das Gewebe, welches die Gefässe umgiebt. Im Alter von 3—7 Jahren enthält ausserdem noch die äussere muskuläre Längsschicht deutliche elastische Fasern. In den Eileitern von 12—13 jährigen Mädchen ist das elastische Gewebe gut entwickelt, besonders in der Serosa und in der äusseren Muskelschicht. Die Gefässe sind von einem dichten Netz elastischer Fasern umgeben, welche sich aus der Adventitia in das Gewebe verbreiten.

In der Zeit der Pubertät macht die Entwickelung des elastischen Gewebes weitere Fortschritte, man findet deutliche elastische Fasern nicht allein in der tieferen (cirkulären) Muskelschicht, sondern auch in der Basis der Schleimhaut. Bei Frauen im Alter von 21—45 Jahren ist das elastische Gewebe vollkommen und, mit Ausnahme der Submukosa und Mukosa, in allen Schichten gleichmässig entwickelt. Nach dem Klimakterium bildet das elastische Gewebe sich zurück und zwar schwindet es zuerst in den Schichten, wo es zuletzt erscheint; bei alten Frauen findet sich elastisches Gewebe nur da, wo es sich auch bei Neugeborenen fand, nämlich in der Serosa. Die Verbreitung des elastischen Gewebes scheint im uterinen, centralen und peritonealen Abschnitt der Tuben gleich zu sein. — Die Arbeit Buchstabs stammt aus der Anstalt eines wegen seiner zuverlässigen anatomischen Arbeiten sehr verdienten Forschers (weiland Slaviansky); trotzdem scheint eine Nachprüfung von berufener Seite besonders über das anscheinend allzu gesetzmässige Kommen und Gehen des elastischen Gewebes wünschenswert.

Nach Mandls (45a) Untersuchungen werden die Tuben während der uterinen Schwangerschaft blutreicher und ihr Verlauf gestreckter; eine Verlängerung der Tube und eine nachweisbare Volumzunahme der Schichten ihrer Wand findet indessen nicht statt; ebensowenig ist eine

Zunahme der Muskelfasern im Längen- oder Breitendurchmesser nachzuweisen.

Bei uteriner Gravidität findet nur manchmal (lange nicht immer) eine Vergrösserung und Umwandlung der Bindegewebszellen der Tubenschleimhaut in grosse deciduaähnliche Zellen statt.

Blumberg und Heymann (47) studierten den Ursprung und Verlauf der glatten Muskulatur in den breiten Mutterbändern an Embryonen von verschiedenen Nagetieren, Huftieren, Carnivoren und von Menschen. Sie fanden, dass glatte Muskulatur „schon in frühen" Embryonalstadien (beim Menschen vom 3. Monat an) in den Bändchen angelegt ist, die die Vorläufer der Ligamenta lata des Erwachsenen sind. Mit Klaatsch sehen sie in derselben eine von den mannigfachen Differenzierungen der Cölommuskulatur, wie sie bei Reptilien in noch grösserer Verbreitung vorkommt. Die beiden Verfasser fanden die bekannten älteren Angaben über den Verlauf der Muskulatur bestätigt, besonders die Angabe von Wieger, dass in den Ligamenten des menschlichen Embryo ein kontinuierlicher Muskelzug von der Leistengegend bis zum unteren Pol des Wolffschen Körpers verläuft und stellen diese Thatsachen auch für die Säugetiere fest.

Was die Ansichten der beiden Verfasser über die Bedeutung der glatten Muskulatur der Ligam. lata betrifft, so verweise ich auf das Original.

Seitdem besonders Marchand (Virchows Arch. 1883) auf das Vorkommen von accessorischen Nebennieren innerhalb des Ligam. latum die Aufmerksamkeit hingelenkt hat, sind solche versprengte Gewebsmassen öfters gefunden worden, in den letzten Jahren von Targett (48) und R. Meyer (49). Bei der grossen anatomischen Ähnlichkeit der Nebennieren mit einer Lymphdrüse ist Vorsicht geboten in der Deutung solcher Befunde, weil Lymphdrüsen bekanntlich zahlreich innerhalb des Lig. latum vorkommen und zwar ohne dass ihre Lage, wie es scheint, eine ganz regelmässige ist. Ganz besonders scheint mir Vorsicht geboten, wenn die fraglichen Gewebsknoten „in Gruppen von mehreren" auftreten.

Ovarium.

1. Topographie. Im Anschluss an die bekannten Arbeiten von A. von Koelliker (Über die Lage der weiblichen inneren Geschlechtsorgane, Festschrift zu Ehren Henle's, Bonn, 1882), W. His (Über Präparate zum Situs viscerum, Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abteil., 1878, und: Die Lage der Eierstöcke in der weiblichen Leiche, ibidem 1881), W. Waldeyer (Über die Lage der inneren weiblichen Geschlechtsorgane, Sitzungsberichte der Königl. Preuss. Akad. d. Wissenschaften, 1888, und:

Beiträge zur Kenntnis der Lage der weiblichen Beckenorgane, Festschrift zu Ehren A. von Koellikers, Bonn 1892), die so wesentlich zur Feststellung der Lage der inneren weiblichen Genitalien beigetragen haben, sind mehrere Arbeiten entstanden, die sich speziell mit der Lage der Eierstöcke beschäftigen.

Durch die Untersuchungen, besonders von B. S. Schultze, W. His, C. Hasse (Lage der Eingeweide im weiblichen Beckeneingange, Arch. f. Gynäkologie, 8. Bd., und: Spolia anatomica, Arch. f. Anatomie u. Physiologie, 1891), Symington (Contribution of the normal anatomy of the female pelvic floor, Edinburgh medic. Journal, 34. Bd., 1889 — und 32. Bd., 1886 —), Vallin (Situation et prolapsus des ovaires, Thèse Paris, 1887), und Waldeyer war die Topographie des Eierstockes dahin festgestellt worden (siehe His [52]), dass die Ovarien an der seitlichen Beckenwand unmittelbar unter der Linea arcuata (His) — unter dem Innenrande des Musc. psoas (Schultze) — liegen. „Die eine Fläche sieht median-, die andere lateralwärts, der befestigte Rand sieht nach vorn, der freie nach rückwärts. Die Längsachse des Ovarium steht nahezu parallel der Körperachse; bei asymmetrischer Stellung des Uterus erfährt das Ovarium eine schräge Verlagerung. Die zum Ovarium hinzutretenden Gefässe nebst der umgebenden Bauchfellfalte bilden für dasselbe, sowie für die Tuben eine Art von Aufhängeband, das Lig. suspensorium ovarii der — zur Regelung der anatomischen Nomenklatur von der anatomischen Gesellschaft gewählten — Kommission."

Dabei verdeckt (Waldeyer) das Ovarium — vom Beckenraum aus gesehen — jederseits eine Nische, die durch das Vorspringen des M. psoas und der Gefässe an der seitlichen Beckenwand gebildet wird. Diese Gefässraute hat die Gestalt eines vorn offenen Vierecks und wird — in Rückenlage der Frau — oben begrenzt von der A. und V. iliaca externa, hinten von der A. und V. hypogastrica und von dem Ureter, welcher an dieser Stelle an der vorderen Kante der A. hypogastrica liegt. Die untere Begrenzung des Vierecks ist eine etwas wechselnde; das häufigste ist wohl, dass die untere Begrenzung distalwärts durch die A. obturatoria und nach der A. hypogastrica hin, durch den gemeinschaftlichen Stamm der vorderen Beckenarterien gebildet wird.

Der Boden der Grube wird gebildet von dem M. obturator internus mit der ihn überziehenden Fascie; der N. obturat. zieht, aus dem oberen hinteren Winkel hervorkommend, schräg über denselben hinweg. Die ganze Grube ist mit Fettgewebe — in welchem eine Reihe von Lymphdrüsen liegen — ausgefüllt und wie die Beckenwand mit Peritonaeum überzogen. Durch die so häufig vorkommende Unregelmässigkeit in dem

Ursprung der Beckenarterien, durch Verkrümmungen des Gefässrohres erleidet die gedachte Gefässraute manchmal eine bedeutende Gestaltveränderung. Bei hohem Ursprung der A. umbilicalis z. B. liegt der Eierstock unter — bei aufrechter Stellung hinter derselben.

Zu dieser in den Jahren 1895/96 nach dem damaligen Material aufgestellten Ansicht über die Lage des Eierstocks (siehe meine Abhandlung in v. Bardelebens Handbuch der Anatomie des Menschen, 1. Band, 2. Teil, 1. Abteilung, Jena 1896) haben die seitdem erschienenen Arbeiten folgende Ergänzungen beziehungsweise Änderungen hinzugefügt.

Martin (53) fand die Waldeyersche Gefässraute vertieft, meint aber, dass der Eierstock diese Vertiefung intra vitam nicht hat hervorbringen können, weil das Ovarium vollkommen frei in geringer Entfernung medianwärts von der Grube schwebte. Hierbei ist zu bemerken, dass in der Leiche Ascites sich vorfand und dass die Härtung dadurch geschah, dass das kleine Becken mit Salpetersäure vollgegossen wurde. So ist das Ovarium, wie Waldeyer bemerkt, schwimmend fixiert worden und die Leiche für die Topographie des Eierstocks nicht verwertbar.

Nach Martin liegt das Ovarium an seinem Lig. sup. ovarii aufgehängt, ungefähr vor dem Hüftkreuzbeingelenk, also annähernd so wie bereits B. S. Schultze, His, Waldeyer u. a. die Lage desselben bestimmt hatten.

Hammerschlag (54) hat seine Untersuchungen im I. anatomischen Institut angestellt und beschreibt die typische Lage des Eierstocks und die Fossa ovarica in ähnlicher Weise wie Waldeyer. Was die Lage der Eierstöcke bei Neugeborenen betrifft, so hat Hammerschlag die Angabe der Autoren bestätigt gefunden, dass die Eierstöcke um diese Zeit immer noch innerhalb des grossen Beckens auf dem Rande des Beckeneingangs liegen; nur in zwei Fällen, einmal bei einer Frühgeburt vom 8. Monat, einmal bei einem Neugeborenen, fand er beide resp. ein Ovarium im kleinen Becken liegen.

Mit Hülfe der Weichteile, welche der Eierstock bei typischer Lage berührt, versucht W. Nagel (12) die Lage des Eierstocks dem knöchernen Becken gegenüber zu bestimmen. Von den gedachten Weichteilen kommt vor allem hierbei in Betracht: 1. die Teilungsstelle der A. iliaca communis als oberer und am meisten konstanter Abschnitt der obengenannten Gefässraute, 2. der Verlauf des Ureters und 3. die Anheftungsstelle des Lig. suspensor. ovarii. Auf Grundlage der Entwickelungsgeschichte und der anatomischen Hauptwerke der letzten 100 Jahre hat er nach dieser Richtung hin ermittelt, dass die Teilungsstelle der A. iliaca communis sich am häufigsten auf der Symphysis sacro-iliaca befindet, dass der Ureter — beim

Weibe — ebenfalls auf der Symphysis sacro-iliaca liegt, am häufigsten unmittelbar an der vorderen Kante der A. hypogastrica, in der Furche zwischen Vena iliaca externa und A. hypogastrica, die A. iliaca externa und die V. iliaca externa kreuzend, und dass der ovarielle Gefässstrang — das Lig. suspensor. ovarii — entwickelungsgeschichtlich dem hinteren Quadranten des Beckeneinganges gehört und bei Erwachsenen etwa 1 cm distalwärts von dem Ureter den Beckeneingang überschreitet.

In dem grossen Werke Waldeyers (2) finden die obigen der älteren Litteratur entnommenen Angaben über die Lage der genannten Teile im wesentlichen ihre Bestätigung. Waldeyer sagt nämlich, dass die Teilungsstelle der Vasa iliaca communis auf den Partes laterales des Kreuzbein liegt, dicht an der Synchondrosis sacro-iliaca. Doch kommen auch häufig Änderungen vor. Waldeyer sagt ferner, dass der Ureter des Weibes die Vasa iliaca externa meist unmittelbar vor dem Abgange der Vasa hypogastrica kreuzt und dass er vor der letzteren an der seitlichen Beckenwand herab gegen die Extremitas tubaria des Eierstockes verläuft, um dann am hinteren Eierstocksrande entlang zum Beckenboden zu ziehen. Beim Übertritt in das kleine Becken sind Ureter und Vasa spermatica (Ligam. suspens. ovarii) genau durch die Breite des Eierstocks von einander getrennt, indem die Vasa spermatica interna — bei aufrechter Stellung — an den vorderen Rand (Margo mesovaricus) des Ovarium treten, während der Ureter an dessen hinterem Rande entlang läuft.

Auf die seitliche Beckenwand projiziert würde — auf Grundlage der obigen topographischen Angaben über die Gefässraute — der Eierstock, bei aufrechter Stellung der Frau ein etwa 3 cm langes und etwa 2 cm breites, senkrecht zur Erdoberfläche stehendes Oval umfassen, dessen hintere Kante oben die Symphysis sacro-iliaca nicht ganz erreicht und weiter abwärts den vorderen Rand der Incisura ischiad. major um etwa 1 cm überragt; das obere Ende des gedachten Ovals geht bis etwa 0,5 cm unterhalb der Linea innom. hinauf und das untere Ende erreicht oder überschreitet die obere Grenze des absteigenden Sitzbeinastes.

Bei der von Waldeyer angenommenen Beckenneigung (Fig. 25 seines Werkes) würde die Projektionsstelle etwas weiter nach vorn rücken. Siehe das pag. 245 über die Fossa ovarica Gesagte.

Waldeyer (55) zeigte auf dem britischen Anatomen-Kongress in Dublin 1897 einige Beckenpräparate vor, um die Topographie der „Fossa obturatoria“ und das Verhältnis dieser zur Lage des Eierstockes zu erläutern. Auf Waldeyers Präparaten lag der Eierstock in einer flachen Vertiefung, welche einen beträchtlichen Teil der Fossa obturatoria einnimmt

und welche oben (vorn) von der A. umbilicalis, unten (hinten) von dem Ureter begrenzt wird. Der Boden der Grube wird gebildet von dem Musculus obturator intern. mit den auf demselben ruhenden Gebilden: Nervus und Vasa obturator., Ramus vesical. (arteriae umbilicalis), weiter nach oben (vorn) die A. umbilicalis und dann die A. und V. iliaca externa mit der am unteren Rande der letzteren liegenden Lymphdrüse. Weiter nach (hinten) unten verlaufen die A. und V. obturatoria am vorderen Rande des Ureters. Das Ovarium liegt nun in dieser Grube, sodass der Ureter an dem nach (hinten) unten gerichteten konvexen (freien) Rand des Organs während die A. umbilicalis an dem nach vorn (oben) sehenden Hilus ovarii vorbeiläuft.

Waldeyer betrachtet die genannte Lage des Eierstockes als die typische für den Menschen, obwohl auch andere Lagen normal sein können. Die genannte Fossa ovarica wird nicht etwa durch den Druck von seiten des Eierstockes gebildet, denn man findet sie auch beim Mann und bei weiblichen Kindern ehe der Eierstock in das kleine Becken herabgestiegen ist. Fredet (siehe oben) fand sie indessen nicht beim Fötus.

In seinem grossen Werke über das Becken wiederholt Waldeyer (2) die obige Schilderung der Fossa ovarica, will aber bei aufrechter Stellung der Frau nur von einer vorderen und hinteren Begrenzung der Grube wissen, weil die Achse des elliptisch geformten Eierstockes bei dieser Körperhaltung nahezu vertikal verläuft, sodass die Extremitas tubaria des Eierstockes in den durch die Arteria umbilicalis und uterina und den Ureter gebildeten Winkel hineinragt.

Bei Rückenlage der Frau verläuft die Längsachse des Eierstockes horizontal und man muss dann eine obere, vordere, untere Begrenzung und einen hinteren Winkel der Fossa ovarica unterscheiden.

Vom knöchernen Becken entspricht dem Eierstocke ungefähr die Mitte des oberen Hüftpfannenrandes. Was die drei grossen seitlichen Beckenöffnungen betrifft, so liegt das Ovarium der Horizontalebene des Foramen infrapiriforme am nächsten, oberhalb des Foramen ischiadic. minus.

2. Histologie. v. Herff (56) ist der Ansicht, dass die von Winterhalter (Ein sympathisches Ganglion im menschlichen Ovarium. Arch. f. Gynäkologie Bd. 51) gefundenen Ganglien und Ganglienzellen der Mehrzahl nach Niederschläge von Chromsilber um und an mitgefärbten Kapillaren und Nerven, besonders an deren Gabelungen, und in Gewebslücken sind. Der Nachweis von Ganglienzellen im Ovarium ist ungemein schwierig; ihr Vorhandensein ist noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen, wiewohl ihr Vorkommen, zum mindesten im Hilus, sehr wahrscheinlich ist.

Die Arbeit Plato's (57) beschäftigt sich hauptsächlich mit den Zwischensubstanzzellen der Hode; hier soll nur derjenige Teil berücksichtigt werden, der den Eierstock betrifft. Die Ovarien waren in Herrmann'scher Flüssigkeit gehärtet; das osmierte Fett löst sich leicht in Alkohol, Chloroform und Xylol, sodass die Stücke nicht zu lange in den genannten Mitteln verweilen dürfen.

Gegenstand der Untersuchungen des Eierstockes war die Fettverteilung in demselben bei verschiedenen Säugetieren. Hierbei ist zu bemerken, dass die „fetthaltigen" Zellen im Ovarium bereits von den älteren Autoren beschrieben worden sind und von His bekanntlich Kornzellen genannt; die bindegewebige Natur derselben hatten Pflüger und His festgestellt.

Bei der Katze unterscheidet Plato eine fettfreie Rindensubstanz und eine fettreiche Marksubstanz. Das Fett der Marksubstanz liegt in Zügen und Nestern ebensolcher Zellen, wie er für den Katerhoden beschrieben hat. Die kleineren Follikel in der subkortikalen Zone liegen meistens nach dem Hilus zu in einem Lager fetthaltiger Thekazellen. Bei diesen, häufiger noch bei den grösseren Follikeln sieht man, dass die etwas entfernter von der Membrana granulosa liegenden Zellen der Theka interna voll Fett sind, während die dem Follikelepithel zunächst liegenden nur noch eine ganz matte Bräunung mit Osmium geben. Die ganz kleinen Follikel kommen in der Regel nur mit den letzten Zellen der vom Hilus nach der Rinde zu wachsenden Kornzellenstränge in Berührung.

Bei der Maus fand er ebenfalls fetthaltige Thekazellen, jedoch in viel geringerer Anzahl und viel weniger reich an Fett, dagegen war die einschichtige Membrana granulosa der heranwachsenden Follikel von Fetttröpfchen durchsetzt. In mehrschichtigen Follikeln tritt der Fettgehalt des Epithels weniger deutlich hervor.

Beim Schwein fand Plato an jüngeren Follikeln mit einschichtiger Membrana granulosa in der letzteren eine mehr oder weniger gleichmässige Verteilung, ferner Fettkörnchen und überall im Stroma grosse Mengen von pigmenthaltigen Zellen; letztere bilden — in Analogie mit den Verhältnissen in der Hode — wahrscheinlich die Vorstufen der fetthaltigen.

Plato deutet seine Befunde -- ganz besonders die aus dem Eierstocke der Katze — so, dass Follikel und Kornzellen einander entgegenwachsen, dass der Follikel den ihm nächstliegenden Kornzellen das Fett entzieht, um zu eigenem Wachstum zu verwenden. Das „Fett" passiert in flüssigem Zustande die Membrana granulosa, um sich in der Eizelle wieder in fester Form auszuscheiden.

Wie man sieht, ist das „Fett" Platos in der Eizelle gleichwertig mit dem Deutoplasma E. van Benedens und die Theorie Platos steht

also in inniger Verbindung mit der so oft erörterten Frage über die Herkunft des Deutoplasma.

Ob es indessen berechtigt ist, alles, was auf Osmiumsäure sich bräunt, als „Fett" zu betrachten, ist doch wohl noch zweifelhaft.

Interessant wäre es gewesen zu hören, ob Plato etwas über das Verhältnis der „fetthaltigen" Zellen zu den Luteïnzellen ermittelt hätte.

Platos Einteilung der Geschlechtsorgane in solche mit epithelialer Ernährung (z. B. die Geschlechtsorgane der Maus) und solche mit interstitieller Ernährung — direkter (Schwein) oder indirekter (Katze) — ist wohl noch etwas verfrüht.

Stoeckel (58) beschreibt zwei sonst gesunde Ovarien, von einer schwächlichen und chlorotischen, an kroupöser Pneumonie gestorbenen 29jährigen Nullipara herstammend, in welchen auffallend viele Primärfollikel und Primordialeier mit doppeltem, sogar mit drei- und vierfachem Keimbläschen sich fanden. Ausserdem fand Stoeckel noch Primärfollikel, die je zwei Eier enthielten und zwar waren diese weit zahlreicher als die Eier mit doppeltem Keimbläschen. Dieser Befund veranlasste Stoeckel an einen Teilungsprozess zu denken, der eine Umwandlung doppelkerniger Eier in Doppeleier herbeiführt. Für einen Teilungsprozess scheint ihm besonders die Gestaltveränderung zu sprechen, welche er an den Kernen der Eizellen vielfach nachweisen konnte: das Keimbläschen war wie aufgequollen und erschien länglich oval, eckig, hantelbohnen-herzförmig. Zeichen einer indirekten Kernteilung mit den bekannten Mitosen hat Stoeckel indessen nicht auffinden können. Ferner beschreibt er Grenzlinien innerhalb des Eiprotoplasma, wodurch dasselbe in zwei, scheinbar ungleiche Teile zerlegt wird und er glaubt, dass es sich bei diesem Vorgang um eine direkte Teilung der Eizelle handelt. Mit der Teilung des Eis geht die Teilung des Follikels Hand in Hand, indem die Follikelwand sich in die Furche zwischen zwei Eier hineinschiebt um sie schliesslich vollständig von einander zu trennen. —

Ich glaube nun nicht dass die Deutung, welche Stoeckel seinen Präparaten giebt, ganz richtig ist. Kernteilungsfiguren hat er nirgends gesehen, sodass es sich auf alle Fälle, wie er ja auch selbst hervorhebt, nicht um eine indirekte Teilung der Eizelle handeln kann. Aber auch für eine direkte Zellteilung ist kein überzeugender Beweis beigebracht worden und unter den abgebildeten Präparaten findet sich keins, welches die Teilung unzweideutig darlegt.

Abgesehen von Leichenveränderungen und dem Einflusse der Härtung können die erwähnten, im ganzen doch geringfügigen Gestaltsveränderungen des Keimbläschens (Zellkerns) vielleicht Quellungserscheinungen sein

und hervorgerufen worden durch die dem Tode vorausgegangene Krankheit; denn im Gegensatz zu Stoeckel möchte ich doch nicht ohne weiteres eine tödlich vorlaufende kroupöse Pneumonie, die sicherlich mit hohem Fieber und zuletzt wohl mit venöser Stauung einhergegangen ist, als bedeutungslos für die Erhaltung und das Aussehen der histologischen Zusammensetzung der Gewebe ansehen.

Auch die als Teilungserscheinungen gedeuteten Befunde am Eiprotoplasma lassen sich in anderer und einfacher Weise deuten: Stoeckel hebt nämlich selbst hervor, dass die Primärfollikel sehr zahlreich vorhanden waren und an einzelnen Stellen dicht an einander lagen. Wo aber zwei oder mehrere Follikel dicht an einander gedrängt werden, da passen sie sich dem vorhandenen Raume gegenseitig an und an den Berührungsstellen werden die Follikelzellen auseinander weichen und bei stärkerem oder länger dauerndem Druck vielleicht auch atrophieren. Wenn die Zellen aufgequollen sind und die Raumbeschränkung folglich eine noch grössere, so können dicht aneinander gedrängte Primärfollikel ganz ähnliche Bilder schaffen wie diejenigen, welche Stoeckel, im Gegensatz zu Schottländer, der ähnliche Befunde beschrieben hat, als Ei- und Follikelteilung auffasst. Bei einer etwaigen Follikelteilung müsste doch auch das Follikelepithel, wenn auch im beschränkten Masse, sich vermehren; es fehlen aber Kernteilungsfiguren im vorliegenden Falle und eine andere Vermehrung des Follikelepithels als auf mitotischem Wege ist nicht bekannt.

Es hat sich, meiner Ansicht nach, in dem vorliegenden Falle nur um eine ungewöhnlich grosse Zahl von mehrkernigen Eizellen bei zahlreich vorhandenen Primärfollikeln gehandelt.

So sorgfältig gearbeitet und interessant die Abhandlung Stoeckels auch ist, so sind doch, um die bisher gültige, durch tüchtige Arbeiten gut gestützte Ansicht, dass beim Menschen keine postembryonale Eiteilung stattfindet, umzustossen, mehr einwandfreie Befunde nötig als diejenigen, welche in den von Stoeckel untersuchten Eierstöcken haben erhoben werden können.

Einen ähnlichen, aussergewöhnlich grossen Reichtum an Primärfollikeln wie in dem von Stoeckel beschriebenen Fall, fand v. Franqué (59) in einem von ihm untersuchten Eierstocke eines 24jährigen Mädchens; das andere Ovarium war zu einem Kystom degeneriert. v. Franqué schliesst sich der Ansicht Hellins an, dass Frauen mit derartigen an Eiern reichen Ovarien vorzugsweise zu mehrfacher Schwangerschaft geneigt sind.

In demselben Eierstocke fand von Franqué Ausläufer der Epoophoronschläuche in allen Teilen des Eierstockes, auch in der Zona paren-

chymatosa bis dicht unter der Oberfläche des Eierstockes; hier und dort waren Cystchen aus den Schläuchen entstanden. Da das andere Ovarium, wie gesagt, zu einem Kystom entartet war, so ist dieser Befund — entgegen der Ansicht v. Franqués — von Bedeutung für die Entstehung der Kystome im Sinne Cornils und v. Recklinghausens, nämlich aus Urnierenresten.

v. Franqué (60) beschreibt ferner die Ovarien eines 48 cm langen Fötus mit ungewöhnlicher Steigerung der physiologischen Thätigkeit, was die Ausbildung und Verödung von Graafschen Follikeln betrifft; das Stroma des Eierstockes zeigte keinerlei Veränderungen; im übrigen fand sich starke Hyperämie der Bauchorgane. Es liegt — entgegen der Ansicht v. Franqués — indessen keine Veranlassung vor, den erwähnten Zustand der Eierstöcke als einen krankhaften aufzufassen und ihn mit dem so häufig missbrauchten Namen „kleincystische Degeneration" zu belegen.

In seinem grossen Werke über das Becken hält Waldeyer (2) seinen bekannten Standpunkt immer noch aufrecht, dass im grossen und ganzen mit der eingetretenen Geburtsreife eines weiblichen Kindes auch die Entstehung neuer Eier aus dem Keimepithel und die Isolierung der einzelnen Primärfollikel beendet ist und dass in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle bei neugeborenen Menschen keine nennenswerte Bildung dieser Art mehr stattfindet, sicher nicht mehr im späteren Kindesalter, geschweige denn bei Erwachsenen.

Bühler (60a) fand in den Eierstöcken eines neunmonatlichen Fötus, in dem Stromagewebe der Markschicht Züge epithelialer Zellen, Markstränge, die bis in die inneren Partien der Rindenschicht und daselbst in das Innere der dort gelegenen Eiballen eindrangen. Bühler fand auch ziemlich häufig, dass ein Ei ohne jede Verbindung mit dem Eiballen mitten in einem Markstrang lag.

Welche Beziehungen zwischen Markstrang und Follikel bestehen vermag Bühler nicht mit Bestimmtheit anzugeben. Eine Entstehung des Follikelepithels aus den Marksträngen hat er nicht nachgewiesen, während er die Entstehung des Follikelepithels aus dem Keimepithel für bewiesen erachtet.

Die Markstränge stehen mittels des Grundstranges (des obliterierten Urnierenganges, Bühler) mit dem Epoophoron in Verbindung. Über die Herkunft der Markstränge herrscht demnach, wie übrigens bereits bekannt, kein Zweifel.

In dem Ovarium eines zweimonatlichen Fuchses hat Bühler ebenfalls gut ausgebildete Markstränge gefunden, die bis in die Eiballen vordrangen.

Die entwickelungsgeschichtlichen Ergebnisse Bühlers sollen in dem Abschnitt II dieser Übersicht berücksichtigt werden.

Janosik (61) weist nach, dass die Chromatolysis (im Sinne Flemmings) in den Granulosazellen am häufigsten bei unreifen Follikeln vorkommt, dass man aber auch — im Gegensatz zu Flemming und Schottländer — bei reifen Follikeln eine solche nachweisen kann und zwar ebenso wohl bei jungen wie bei erwachsenen Tieren. Bei jüngeren Tieren kommt der Vorgang deshalb in grösserem Maasse vor, weil bei diesen eine viel grössere Zahl von Follikeln untergeht. Dabei wandeln viele der Follikelepithelzellen in Zellen sich um, welche ganz das Aussehen von Leukocyten haben — oder die Follikelzellen produzieren Zellen solchen Charakters wie die Leukocyten. Zur Zeit der Trächtigkeit gehen die meisten Follikeln normalerweise unter; gerade in dieser Epoche hat Janosik bei jungen Tieren gefunden, dass manche Eizellen, bevor sie atrophieren, noch Teilungen eingehen, und zwar nicht nur der Kerne, sondern auch des Zellleibes, und Fragmentierungen. Janosik verwahrt sich gegen die von Sobotta gegebene Deutung, dass es sich hierbei um eine parthenogenetische Entwickelung unbefruchteter Eier handelt.

Janosik fasst seine Resultate in folgende Sätze zusammen:

1. Die Eizelle kann im Ovarium regelrecht die Richtungskörperchen oder denselben ganz gleichende Gebilde liefern. Dieses geschieht am häufigsten bei jungen Tieren, kann aber auch im Ovarium älterer Tiere vorgefunden werden.

2. Nach der Bildung dieser Gebilde kann die Eizelle im Ovarium, also ohne jede Befruchtung auch weiter sich teilen, wobei die aus der Teilung resultierenden Segmente Kerne enthalten.

3. Dieser Prozess der Teilung kann bis zur Bildung einer grösseren Anzahl von Segmenten führen, welche alle Kerne besitzen und unter einander fast ganz gleich sein können, oder

4. Es kann die Teilung aber auch zur Bildung von Segmenten führen, welche untereinander ungleich gross sind, die aber alle Kerne besitzen und somit den Charakter von Zellen haben.

5. Neben diesen wirklichen Teilungen kommen vielfach nur Fragmentierungen der Eizelle vor (besonders bei älteren Tieren) oder es kann auch die Eizelle schollig zerfallen.

6. Mit der fortschreitenden Teilung der Eizelle geht auch die Membrana pellucida verloren, wie es bei der normalen Entwickelung nach stattgefundener Befruchtung in der Tuba geschieht (Sobotta bei der Maus).

Die obenerwähnte Teilung fasst Janosik als eine indirekte auf, indem er sagt, dass er in den Anfangsstadien sehr viele Eichen mit Kernspindeln gesehen hat (siehe auch die Figuren); bei der weiteren Teilung fand er in seinen Präparaten keine Kernspindeln mehr.

Janosik sagt, dass in seinen Präparaten alle, die solcherweise sich teilenden oder fragmentierenden oder schollig zerfallenden Eier zu Grunde gehen.

Die unten berichtete Beobachtung Rabls von der Umwandlung von Stromazellen des Eierstockes in grosse Zellen während der Gravidität findet eine interessante Bestätigung durch Schnell (61a). In 17 von 20 Graviditäts- und Puerperalovarien fand Schnell mehr oder weniger weit unter dem Keimepithel in der Albuginea, wie er sich ausdrückt, grosse runde, polygonale oder spindelförmige Zellen mit einem dem Zellleib in Gestalt und Grösse entsprechenden Kern; sie lagen vereinzelt oder in grösseren und kleineren Haufen mit allmählichen Übergängen in das bindegewebige Geflecht der Umgebung. In und um den Zellhaufen fand sich stärkerer kapillärer Gefässreichtum. Die runden und polygonalen Zellen hatten einen Durchmesser von 15—30 oder 45 μ; die spindelförmigen eine Länge von 52, 60 oder 67 μ. Die runden und polygonalen Formen sehen Decidua- oder Luteïnzellen sehr ähnlich. Ähnliche Hypertrophie von Bindegewebszellen in Bereich des Ovarium und anderer Abschnitte der inneren Genitalien während der Gravidität ist bereits früher von Walker, Zweifel, Weber, Schmorl u. A. beobachtet worden. —

3. Corpus luteum. In die unentschiedene Frage, ob die sogenannten „Luteïnzellen“ aus dem Follikelepithel oder aus den Bindegewebszellen der Follikelwand hervorgehen, hat die Arbeit Sobottas, worin die Ansicht vertreten wurde, dass bei der Maus die Luteïnzellen aus den Follikelepithelzellen hervorgehen, neues Leben hereingebracht. Sobottas Arbeit konnte mit Recht um so mehr Beachtung beanspruchen, weil ihr eine fleissige Ausnutzung eines ausserordentlich grossen, sorgfältig gesammelten Materials zu Grunde lag. Man kann indessen sehr wohl der Arbeit Sobottas die volle Anerkennung zu Teil werden lassen, ohne seine daraus gezogenen weitgehenden Schlussfolgerungen in Bausch und Bogen anzunehmen, wie es von einigen Autoren geschehen ist. Angenommen, dass die Deutung, welche Sobotta seinen Präparaten giebt, wirklich die richtige ist — und das ist, wie weiter unten nachgewiesen ist, doch zweifelhaft —, so lag noch keine Veranlassung vor, den Satz aufzustellen: „weil es bei der Maus so ist, so muss es beim Menschen und den höheren Säugetieren auch so sein.“ Sehr vieles ist beim Menschen anders als bei der Maus und den Nagetieren, die in ihrem

kurzen Leben fortwährend schwanger sind, und bei welchen also ganz andere Ansprüche an das Genitalsystem gestellt werden als bei den selten gebärenden höheren Säugetieren. In Australien soll ein Paar freier Kaninchen sich im Laufe von zehn Jahren zu mehr als 50000000 Stück vermehren (Oswald Kuhnhardt, Wanderjahre I, pag. 345). Dass bei so ungeheurer Fruchtbarkeit die Vorgänge bei Schliessung der Follikel anders verliefen als beim Menschen, wäre am Ende nicht so wunderbar.

Statt auf den Grund zu gehen und die Erklärung für den scheinbaren Widerspruch zwischen Nagetier einerseits und Haussäugetier und Mensch andererseits herauszufinden, wurden nun ohne weiteres alle Untersuchungen, selbst hochangesehener Forscher, die ein anderes Resultat als das angenommene bei der Maus ergeben hatten, als unzuverlässig und unbrauchbar bei Seite geworfen. Von den neueren Arbeiten scheint ganz besonders die von Clark den Unwillen der Anhänger der Epitheltheorie erregt zu haben. Clarks Arbeit umfasst allerdings nicht Tausende von Präparaten, aber doch ein hinreichend grosses Material, um zu einer selbstständigen Schlussfolgerung zu gelangen. Clarks Arbeit ist ferner in einer anatomischen Universitäts-Anstalt ausgeführt, also unter kritischer Überwachung eines Anatomen und kann deshalb ebenso ernste Berücksichtigung verlangen wie alle übrigen.

Wenn Sobotta ferner sagt, dass alle die ein Corpus luteum verum beim Menschen gesehen haben, es auch für einen Körper epithelialen Ursprunges erklärt haben, so ist das nicht richtig, denn das Corpus luteum z. B., welches zur Anfertigung der Zeichnung, pag. 62 meiner Abhandlung in v. Bardelebens Handbuch der menschlichen Anatomie mit verwandt wurde, stammt von einem Eierstocke, welcher bei Gelegenheit einer Laparatomie wegen geplatzter Tubarschwangerschaft entfernt worden ist; das dazu gehörige Ei, welches inzwischen zu einem 2 Monat alten Embryo geworden war, ist ebenfalls von mir untersucht worden. Die Luteïnzellen dieses Corpus luteum sind im Arch. f. mikroskop. Anatomie Bd. 31, pag. 409 näher beschrieben. Und diejenigen, welche ein echtes Corpus luteum im Sinne Sobottas gesehen und es für ein epitheliales Gebilde angesprochen haben, haben noch lange nicht damit bewiesen, dass es wirklich epithelialen Ursprunges war.

Die Forderung Sobottas, dass kein Corpus luteum als solches anzusehen ist, dessen ausgestossenes Ei nicht zu Gesicht gebracht werden kann, war anscheinend geeignet, allen weiteren Untersuchungen über das Corpus luteum bei Säugetier und Mensch einen Riegel vorzuschieben; sie ist aber überflüssig und unberechtigt. Es ist eine hinreichend grosse Anzahl von Corpora lutea, dessen Eier bekannt waren, im Laufe der Zeit untersucht worden,

und ihr anatomischer Bau zeigt eine genaue Übereinstimmung mit denjenigen, deren Eier nicht bekannt waren. Der Bau der Corpora lutea ist ja überhaupt so charakteristisch und bekannt, dass wohl niemand an die Herbeischaffung des Fötus gedacht hatte, um festzustellen, dass es wirklich ein Corpus luteum war, welches er untersuchte; sonst hätten sich wohl öfters Angaben über die Frucht ermitteln lassen.

Anders ist es mit der Forderung, dass die Herkunft der Luteïnzellen sich nur an denjenigen Corpora lutea feststellen lässt, deren Eier soeben aus dem Follikel entleert und nun befruchtet worden sind.

Diese Forderung, die sich wohl nie erfüllen lässt, gilt indessen auch für die Anhänger der Epitheltheorie! Solange sie nicht erfüllt ist, bleibt uns nichts anderes übrig, als Rückschlüsse aus den reifenden Follikeln und den älteren Corpora lutea zu machen und diese sprachen bisher, wenigstens beim Menschen und den Haustieren, für einen Untergang des Follikelepithels und für einen bindegewebigen Ursprung der Luteïnzellen.

Ob die neueren Arbeiten eine Änderung dieser Ansicht herbeizuführen vermocht haben, soll am Schluss des Referates erörtert werden.

Clark (62) hat seine Untersuchungen im anatomischen Institut zu Leipzig ausgeführt; als Material dienten ihm hauptsächlich Eierstöcke vom Schwein, aber auch eine grosse Anzahl menschlicher Eierstöcke (aus dem Johns Hopkins Hospital in Baltimore) hat er zu Vergleichen herangezogen.

Clark hält das Corpus luteum nicht für ein epitheliales, sondern für ein bindegewebiges Gebilde. Sobald der Follikel zu wachsen anfängt, findet die bekannte Differenzierung in Theca interna und Theca externa statt. Alsbald werden an den spindelförmigen Bindegewebszellen der Theca interna Veränderungen sichtbar, indem sie mehr eiförmig oder rundlich werden, wobei ihre Kerne auch grösser werden, sodass die Zellen endlich in ihrem Aussehen Epithelzellen gleichen.

Wie Benckiser zuerst betont hat, steht indessen der Längsdurchmesser der Follikelepithelzellen senkrecht zu denen der Thekazellen und dieses wichtige Unterscheidungsmerkmal zwischen den beiden Zellarten bleibt während der ganzen Entwickelung des Follikels bestehen.

Anfangs besteht keine scharfe Trennungslinie zwischen Theca interna und externa.

Anfangs überwiegen in der inneren Thekaschicht die spindelförmigen, später die eiförmigen Zellen bis die Theca interna zu einer bestimmten Schicht differenziert wird, in welcher nur ganz wenige Spindelzellen zurückbleiben; diese bilden vorwiegend eine wohlbegrenzte Reihe dicht unter der Membrana granulosa.

Zwischen den so veränderten Thekazellen findet sich ein Netz von zarten Fäserchen, welche von der Thekawand und von den Fasern, die dem Laufe der Blutgefässe folgen, ausgehen. Die Fasern bilden unter der Membrana granulosa eine mehr oder weniger zarte Linie, welche Clark mit der Membrana propria (Glashaut, Basalmembran) anderer Autoren gleichstellt. Diese Membrana propria wird zur vorspringenden Bindegewebslinie im Corpus luteum und das soeben beschriebene Fasernetz (Reticulum) bildet die Grundlage für die Bindegewebsfasern, die in so reichlicher Zahl zwischen den Luteïnzellen auftreten.

Von dem ersten Erscheinen der Membrana propria an bis zur vollen Reife des Follikels nehmen die Thekazellen fortwährend an Grösse zu, sodass sie keine Ähnlichkeit mehr mit den Epithelzellen besitzen. In der Zeit, wo die Follikelwand eben beginnt sich in Theca interna und externa zu scheiden, sind die Epithelzellen 6 μ breit und 9 bis 12 μ lang, die Thekazellen 5 bis 7 μ breit und 9 bis 12 μ lang; in dem der Reife nahen Follikel besitzen die Epithelzellen noch dieselbe Grösse, die Thekazellen sind aber gewachsen bis zu 9 bis 12 μ Breite und 9 bis 12 μ Länge; im fast reifen Follikel sind die Epithelzellen nur noch 6 μ im Durchmesser, während die Thekazellen 12 bis 15 μ breit und 15 bis 18 μ lang sind.

Die Vaskularisation des Follikels nimmt ausserordentlich zu und vor dem Follikelsprung sind die gewöhnlichen Bindegewebszellen nur sehr spärlich; sie finden sich nur längs der Membrana propria im Verlaufe der Blutgefässe und in Verbindung mit der Theca externa. Im reifen Follikel haben die Thekazellen (Luteïnzellen) statt der bisherigen ovalen eine mehr rundlich-eckige oder polyedrische Form. Spärlich zwischen den Luteïnzellen zerstreut liegen kleine runde Zellen, die genau den Leukocyten gleichen. Weil sie aber meist ohne Ausnahme längs der retikulierten Fasern liegen und weil die grösseren davon unverkennbar junge Bindegewebszellen sind, deshalb meint Clark, dass die genannten kleinen runden Zellen nur frühere Entwickelungsstadien von Bindegewebszellen sind.

Das Follikelepithel zeigt bereits vor dem Sprunge des Follikels in seinen inneren Lagen Zeichen des Zerfalls; nur die äussere (wandständige) Schicht zeigt noch ihre enge pallisadenförmige Anordnung.

In frisch gesprungenen Follikeln finden sich nur verhältnismässig wenige oder gar keine Epithelzellen, eine Thatsache, die Clark als beweisend für die Ansicht von Pouchet, Paladino (Spiegelberg u. a.), dass nämlich die Follikelepithelzellen der Degeneration unterliegen und gar keinen Teil an der Bildung des Corpus luteum nehmen.

Clark schildert nun die weitere Entwickelung des Corpus luteum bis zu seinem Ende als Corpus albicans. Den Bluterguss in dem frisch

geplatzten Follikel sieht Clark, wie alle Forscher heutzutage, nur als eine Begleiterscheinung des Follikelsprunges an, die in keinem ursächlichen Zusammenhang mit der Entstehung oder mit der Organisation des Corpus luteum steht.

Nach dem Sprung des Follikels nehmen die Luteïnzellen, welche also aus den Bindegewebszellen der Theca interna hervorgegangen sind, an Grösse und Zahl zu, bis die leere Follikelhöhle vollständig ausgefüllt ist, dann beginnen sie zu degenerieren. Das feine Retikulum zwischen den Luteïnzellen des sprungreifen Follikels bildet den Vorläufer für die Bindegewebszellen, welche im ersten Wachstumstadium des Corpus luteum sehr spärlich sind, aber auf der Höhe seiner Entwickelung die vorherrschende Struktur bilden. Die Rückbildung des Corpus luteum kennzeichnet sich zuerst durch die fettige Degeneration der Luteïnzellen, später dadurch, dass das Bindegewebsnetz zu einem kompakten Körper (Corpus fibrosum) zusammenschrumpft. Dieser unterliegt dann nach und nach hyalinen Veränderungen, bis schliesslich nur ein feines Narbengewebe zurückbleibt, das zuletzt im Ovarialstroma verschwindet.

Das Corpus luteum hat die Aufgabe, die Cirkulation im Ovarium aufrecht zu halten. Die Begründung dieser Theorie und der daraus folgenden Schlüsse behält Clark sich für eine besondere Abhandlung vor.

Rabls (63) Untersuchungen betreffen Eierstöcke von Mäusen, Ratten, Meerschweinchen, Kaninchen, Katzen und von Menschen. Die Herstellungsweise der Präparate war die heutzutage übliche und muss im Original nachgelesen werden.

Rabl beschäftigt sich mit der Atresie der Follikel und der Bildung des Corpus luteum und trennt beide Vorgänge von einander. Man hat also bei der folgenden Auseinandersetzung festzuhalten, dass unter Atresie die Schliessung des Follikels ohne Ausstossung des Eies und unter Corpus luteum die Schliessung des Follikels nach Ausstossung des Eies zu verstehen hat. Störend ist, dass Rabl nicht die neue anatomische Nomenklatur anwendet.

Was nun das Schicksal der Granulosazellen (Follikelepithel, Stratum granulosum) in dem atresierenden Follikel betrifft, so schliesst Rabl sich ohne Einschränkung der fast überall herrschenden Ansicht an, dass dieselben zu Grunde gehen.

Die Tunica interna der Theca folliculi besteht, wie Clark in der oben referierten Arbeit bereits erwähnt, aus grossen polyedrischen Zellen, zwischen welchen sich ein ausserordentlich dichtes, kapillares Blutgefässnetz und ein Gerüstwerk von äusserst zarten Fasern ausbreitet.

Die erwähnten Zellen („epitheloid" nennt Rabl sie) besitzen ein blasses feinfädiges Protoplasma und können unter Umständen kleine „Fettkörnchen" in ihrem Körper ablagern; sie sind gleichwertig mit den Kornzellen His', mit den Cellules interstitielles Mac Leods und E. van Benedens und mit den Plasmazellen Waldeyers.

Die Gegenwart einer Glasmembran (Basalmembran, Grenzhäutchen) zwischen Stratum granulosum und Tunica interna als selbständige Bildung bestätigt Rabl sowohl für den Menschen wie für die genannten Tiere. Der Schwund des Granulosaepithels geschieht bei der Ratte, dem Meerschweinchen, Kaninchen und dem Menschen auf dem Wege der Chromatolyse der Kerne und der fettigen Degeneration der Zellkörper, bei der Katze und in „einer Reihe von Fällen beim Meerschweinchen", dagegen ohne fettige Degeneration. Bei den letztgenannten Arten (bei der Katze stets, bei dem Meerschweinchen zuweilen) vollzieht sich der Rückbildungsprozess in der Weise, dass die Follikelzellen nach Art der Zellen der Schmelzpulpa untereinander in Verbindung treten und dadurch ein Gewebe vom Bau des retikulären Bindegewebes darstellen. Durch den Druck der Theka und des angrenzenden Stroma wird diese Zellmasse gegen die Mitte des Follikels vorgeschoben, während gleichzeitig die Flüssigkeit allmählich resorbiert wird.

Es ist bemerkenswert, dass diese Umwandlung des Follikelepithels „geradezu einen Gegensatz zu den beim Menschen und dem Kaninchen zu beobachtenden Erscheinungen" bildet.

Die Chromatolyse geschieht in der von Flemming beschriebenen Weise, nur meint Rabl, dass die Chromatinballen nicht in dem Protoplasma gelegen sind, sondern dass das Protoplasma schwindet und dass das Chromatin in dem Kern verbleibt und mit dem Kern degeneriert.

Rabl bestätigt die Beobachtung Schottländers und Henneguys, dass man chromatolytische „Degeneration" in Follikeln trifft, die noch keinen Liquor enthalten, ferner bestätigt er Flemming, dass der Liquor in degenerierenden Follikeln mit Saffranin sich stärker färbt als in normalen, und ergänzt diese Beobachtung durch eine Analogie bezüglich des Eisenhämatoxylins, vorausgesetzt, dass die Präparate in einem Osmiumgemisch fixiert werden.

Die Chromatolyse kann in dem Stratum granulosum bereits weit vorgeschritten sein und trotzdem können in dem Cumulus oophorus die Zellen noch in Vermehrung begriffen und das Ei ganz intakt sein, mit Corona radiata! Angesichts dieses Befundes scheint mir die Frage doch berechtigt: war dieser Follikel denn wirklich ein atresierender mit einem dem Untergange geweihten Ei?

In einem anderen Follikel war das Stratum granulosum bereits vollständig zerstört, trotzdem zeigte das Ei noch keine nachweisbaren Veränderungen. Nach Rabl geht die Atresie in solchen Fällen von einer Änderung der Zusammensetzung des Liquors aus — es handelt sich auch meist dabei um ältere Follikel —, in anderen Fällen, meist in jüngeren Follikeln, beginnt die Degeneration primär in der Eizelle. Was die bekannten in die degenerierenden Eier eindringenden Zellen betrifft, so können dieselben beim Menschen, nach Rabl, nur „Wanderzellen" und keine Follikelepithelzellen sein, weil er sie erst fand, wenn bereits das Ei nackt in der Follikelflüssigkeit schwamm; die „Wanderzellen" hält Rabl für Bindegewebszellen.

Die bekannten Epithelvakuolen Flemmings sah Rabl ebenfalls; dieselben finden sich auch in normalen Follikeln, nach Rabl allerdings nur ausnahmsweise, weshalb er – aber mit Unrecht — sie als eigentümlich für den degenerierenden Follikel ansieht; über ihre Natur äussert er sich zurückhaltend.

Bei Mäusen und Meerschweinchen fand Rabl die „chromatolytische Erkrankung" — wie er sich ausdrückt — zuerst diejenigen Zellen des Stratum granulosum ergreifend, welche dem Liquor unmittelbar anliegen, während diejenigen, welche den Cumulus oophorus aufbauen, am spätesten von ihr befallen wird; daraus schliesst er auf eine vom Ei ausgehende schützende Einwirkung. Häufig bleibt auch die äusserste, der Theka anliegende Zellreihe lange Zeit von der Degeneration verschont, sodass in dieser Weise wenigstens vorübergehend kleine Follikelcysten sich bilden können mit einem geschlossenen kubischen Epithel. Beim Menschen konnte Rabl indessen derartige Bilder bisher nicht auffinden. Dagegen fand er beim Menschen als Regel, dass der Cumulus oophorus zuletzt von der Degeneration ergriffen wird. —

Wie seit langem bekannt, wird die durch das Verschwinden der Ei- und Epithelzellen und des Liquor folliculi entstandene Lücke im Gewebe durch das den Follikel umgrenzende Bindegewebe ausgefüllt. In Übereinstimmung mit älteren Autoren fasst Rabl diesen Vorgang als „Vernarbung" auf.

Die Verkleinerung der Follikelhöhle geschieht vor allem durch die ausfüllenden Bindegewebszellen, welche, aus der Theka hervorwachsend, ein bald weit- bald engmaschiges Retikulum bilden (vergleiche auch die Angaben von Clark). Ferner kommt die Glasmembran und die Zellen der Tunica interna in Betracht. Was nun die letzteren betrifft, so findet während der oben berichteten Vorgänge in dem Inneren des Follikels eine Umbildung der Bindegewebszellen der Tunica interna in grosse protoplasmareiche „epitheloide" Zellen (die Luteïnzellen anderer

Autoren) statt. Und zwar entstehen diese Zellen nicht durch Teilung, sondern nur durch Hypertrophie, indem „die Fettinfiltration, welche in einzelnen von ihnen bereits in normalem Zustand begonnen hat, während der Atresie fortschreitet“.

Nun wird die so umgebildete Tunica interna wohl etwas in die Höhle hineingeschoben durch den Druck von seiten des umliegenden Gewebes. Sonst beteiligt sie sich nach Rabl nicht an der Ausfüllung derselben und das erwähnte Bindegewebsnetz, welches die Ausfüllung besorgt, stammt nicht aus der Tunica interna, sondern aus der Tunica externa. Die Zellen, welche dieses Bindegewebsnetz liefern, sind — nach Rabl — sehr lang und schmal und ragen von der Tunica externa durch die Tunica interna und die Glasmembran hindurch in die Follikelhöhle. Diese Beobachtung scheint mir doch noch einer Bestätigung bedürftig.

Die Glasmembran sieht Rabl „aus mancherlei Gründen“ nicht als Ausscheidungsprodukt der Follikelepithelzellen — wie mehrere andere Autoren es thun — sondern als Ausscheidungsprodukt der Bindegewebszellen der Theka an. Die Präparate, die er als Beweis für diese Ansicht beim Menschen anführt, stammen aus atresierenden Follikeln. Die Glasmembran entartet hyalin und kann als hyalines Band noch lange im Stromagewebe gefunden werden.

Mit Recht sagt Rabl, dass die Reste der Corpora lutea bei Nagetieren und bei der Katze fälschlicherweise als Markstränge im Ovarium bezeichnet worden sind. Auf diese Verwechselung habe ich, was das Meerschweinchen betrifft, bereits in meiner Abhandlung: Anatomie der weiblichen Geschlechtsorgane (v. Bardelebens Handbuch der Anatomie. VII. Band, 2. Teil, pag. 67) aufmerksam gemacht.

Alle die bisher geschilderten Vorgänge kommen vor in Follikeln, die nicht ihren Inhalt nach aussen entleeren. Wenn der Inhalt nach aussen entleert wird und das Ei befruchtet wird, so sind — nach Rabl — die Vorgänge bei Schliessung der Lücke ganz andere. Allerdings lässt die Wand eines Follikels, welches seinen Inhalt nach aussen entleert hat und dessen Ei befruchtet worden ist, einen ganz ähnlichen Bau — nur in grösserem Massstabe — erkennen wie ein atresierender Follikel (siehe oben), nämlich eine innere bindegewebige Schicht, eine etwa 2 mm breite Zone, welche hauptsächlich aus ausserordentlich grossen Zellen zusammengesetzt ist, die zahlreiche, feinste Körnchen enthalten und zwischen denen sich Bindegewebe und Blutgefässe ausbreiten, und die aufgelockerte mit grossen Gefässen versehene Tunica externa. Trotz dieser Ähnlichkeit — denn die Grösse der Zellen spielt doch keine Rolle, sie ist doch lediglich auf die durch die Schwangerschaft geschaffenen Cirkulationsänderungen in den

Beckenorganen zurückzuführen — ist nun Rabl der Ansicht, dass die grossen Zellen (Luteïnzellen) — in welchen Rabl nur einmal Mitosen gefunden hat — nicht aus den Thekazellen, wie bei dem „atresierenden Follikel", sondern aus den Follikelepithelzellen (Granulosazellen) hervorgegangen sind, wobei er allerdings in Anbetracht der übereinstimmenden Resultate von Benckiser, Pouchet, Paladino und Clark zugiebt, dass beim Schweine „die Theka in der That Luteïnzellen hervorzubringen vermag". Der Beweis für diese Ansicht von der epithelialen Herkunft der Luteïnzellen — den Rabl selbst und zwar mit Recht als nicht genügend ansieht — liegt darin, dass zwischen der Luteïnzellenschicht und dem Ovarialstroma eine Schicht von Zellen liegt, die bedeutend kleiner sind als Luteïnzellen und deren Übergang in Luteïnzellen deutlich nachzuweisen ist. — Diese Schicht betrachtet nun Rabl, sich auf die Verhältnisse bei der Maus stützend, als Epithelzellen (warum?), die in Luteïnzellen sich zu verwandeln in Begriff sind. Hierfür fehlt doch jeder Anhalt und die Deutung ist wohl viel natürlicher, dass die Zellen der erwähnten Schicht, gerade weil sie nach dem Ovarialstroma hin belegen sind, Übergangsformen zwischen Luteïnzellen und Bindegewebszellen darstellen. Um so mehr durfte letzteres der Fall sein, weil Rabl die erwähnten Zellen auch ausserhalb der Theca externa im Ovarialstroma gefunden hat. Das auffälligste ist aber, dass die erwähnte Schicht bei Maus und Kaninchen sich nicht findet und gerade bei diesen Tieren, bei welchen die Luteïnzellen aus den Follikelepithelzellen hervorgehen sollen, müsste man sie doch am ersten erwarten. Diese Thatsache kommt natürlich der Theorie von dem epithelialen Ursprung der Luteïnzellen sehr ungelegen und „kompliziert den Prozess der Corpus luteum-Bildung in höchst unerfreulicher Weise".

Ein wichtiges Glied in der Beweisführung Rabls für die verschiedenartige Entstehung der Luteïnzellen in Follikeln, die ihr Ei nicht nach aussen entleert haben und atresieren, und in denen, deren Eier nach aussen gelangt sind und eventuell befruchtet wurden, trotz der grossen Übereinstimmung in dem Bau der Wand beider Gebilde, bilden die Präparate, welche — um nur die Verhältnisse beim Menschen zu berücksichtigen — in Fig. 9 und 12 dargestellt sind. Beide Präparate stellen „atresierende Follikel" dar; die Tunica interna derselben bildet eine wellenförmige Schicht, welche aus den bekannten grossen protoplasmareichen Zellen mit ihrer bindegewebigen Grundlage besteht, in welche zahlreiche Gefässe von dem umliegenden Ovarialstroma (genauer gesagt von der Theca externa) hineingehen, deren innere, nach der Follikelhöhle gekehrte bindegewebige Lage Rabl hier als Glasmembran ansieht. In der Mitte der mit dem Bindegewebsnetz bereits ausgefüllten Follikelhöhle liegt in Fig. 9 ein

homogenes Gewebe, welches Rabl als Hyalinmasse auffasst und in beiden Figuren ein dunkel gefärbtes Gebilde, welches Rabl als „Zona pellucida" bezeichnet. Die wesentlichste Stütze für Rabls Auffassung, dass die genannten Präparate nicht Corpora lutea, sondern atresierende Follikel sind, liegt, wie es mir scheint, also in dem fraglichen als Zona pellucida bezeichneten Gebilde. Rabls Deutung dieses Gebildes als Zona pellucida scheint mir nicht indessen genügend bewiesen, zum mindesten ist sie sehr fraglich, ganz besonders was die Fig. 12 betrifft. Ist das genannte Gebilde aber kein Eirest und ist also das Ei voraussichtlich aus dem Follikel entleert worden, dann haben wir es in den in Fig. 9 und 12 abgebildeten Präparaten mit Corpora lutea zu thun und auch Rabls Untersuchungen würden alsdann beweisen, dass die Luteïnzellen aus der Theca interna hervorgehen, mithin Bindegewebs- und keine Epithelzellen sind. Sind aber die fraglichen Gebilde wirklich Eireste, so geht aus den Präparaten hervor, dass die Schliessung der Follikelhöhle, wenn das Ei in dem Follikel bleibt und zu Grunde geht, in ähnlicher Weise sich vollziehen kann, als wenn es nach aussen entleert und befruchtet wird — sonst müsste man jedes Corpus luteum verum und spurium als atresierendes Follikel ansehen, denn ein Unterschied zwischen einem Corpus luteum und dem in Fig. 9 abgebildeten Körper besteht nicht.

Es bliebe noch als letzte Zuflucht, dass das Ei zwar nach aussen entleert aber nicht befruchtet worden ist, dass mithin das fragliche Gebilde höchstens ein „falsches" Corpus luteum sei und dass also nur für dieses die bindegewebige Entstehung der Luteïnzellen erwiesen sei; bei den „echten" Corpora lutea läge aber die Sache ganz anders und bei diesen entständen die Luteïnzellen aus dem Follikelepithel. Um auch diese Zuflucht zu zerstören, genügt es wohl, dass man sich einmal vergegenwärtige, zu welchen absurden Vorstellungen man gelangen müsste, wenn es so wäre, dass die Wand des Corpus luteum aus Bindegewebszellen entsteht falls das Ei nicht befruchtet wird und aus Epithelzellen falls es befruchtet wird. Es kann, soweit wir wissen, längere Zeit verstreichen, ehe das in die Tube gelangte Ei befruchtet wird. Was soll der Follikel inzwischen thun, bis diese Frage entschieden ist? denn solange kann er ja nicht wissen, ob er die Bindegewebszellen oder die Epithelzellen an die Arbeit beordern soll.

Der Streit um die Luteïnzelle ist dem ehemaligen um die Herkunft der Deciduazelle ganz ähnlich. Auch die Deciduazelle wurde bis vor kurzem als Epithelzelle betrachtet, weil sie wie eine solche aussieht, während wir heute wissen, dass sie eine durch Hypertrophie umgewandelte Bindegewebszelle ist. —

Das weitere Wachstum des Corpus luteum schildert Rabl kurz und in Übereinstimmung mit dem bisher bekannten.

Über das spätere Schicksal der Luteïnzellen kann Rabl nichts genaueres angeben; jedoch hat er in einigen Zellen Ablagerung von Fettkörnern, in anderen Pigmentbildung gefunden, sodass die Luteïnzelle — unter Schwinden des Fettes — in eine Pigmentzelle umgewandelt wurde. Einige Luteïnzellen — in der obenerwähnten äusseren Schicht — zeigen Übergangsformen zu Bindegewebszellen und ich würde diese Rückkehr zu Bindegewebe doch eher als einen Beweis für ihren Ursprung aus Bindegewebszellen ansehen, als eine „Metaplasie“ (Umwandlung von Epithelzellen in Bindegewebszellen), deren Vorkommen im gesunden menschlichen Gewebe doch mehr als zweifelhaft ist.

Rabl unterscheidet zwei Formen der Corpora albicantia oder fibrosa. In der einen Form verschwindet die Luteïnzellenschicht ganz spurlos oder mit Hinterlassung vereinzelter Pigmentzellen und nur der bindegewebige Kern des gelben Körpers bleibt übrig. Die Corpora albicantia der zweiten Form sind bedeutend grösser; sie bestehen aus einem Bindegewebskern, welcher dieselbe Bedeutung hat wie das ganze Corpus fibrosum der ersten Art (Rest des bindegewebigen Centrums, welches sich in allen gelben Körpern vorfindet) und aus einer verschieden breiten Rindenschicht, welche eine faserige Struktur besitzt, die jedoch oft nur sehr undeutlich zu erkennen ist. Für die zweite Form will Rabl nur die Namen: Corpora albicantia oder fibrosa gelten lassen; die erste Form nennt er Corpus fibrosum simplex. Rabl trennt auch die Corpora albicantia oder fibrosa der echten von denen der falschen Corpora lutea, giebt jedoch zu dass er vorläufig eine Unterscheidung darüber in jüngeren Stadien nicht zu treffen vermag.

Während der Schwangerschaft hat er hyaline Degeneration des Bindegewebes und der Gefässe an den gelben Körpern wahrgenommen.

Was das Pigment in den Corpora albicanta betrifft so stammt das aus den Umwandlungen der Luteïnzellen; das gilt sicher, wie wir lange wissen, von der Wand des Corpus luteum; anders mit dem Pigment, welches in der Mitte des Corpus albicans liegt. Soviel ich sehen kann, will Rabl auch die Bildung dieses Pigments (worunter er nur amorphes eisenhaltiges Hämosiderin versteht), an die Thätigkeit lebender Zellen gebunden wissen. Hämatoidin bildet sich nur dann, wenn der Bluterguss nicht rasch genug resorbiert wird, also vor allem wenn das Blut in absterbendes oder abgestorbenes Gewebe ergossen wird. Demgegenüber muss ich festhalten dass ich Präparate besitze, die deutliche Hämatoidinkrystalle in einem Corpus albicans zeigen und dass es sich nicht um eine „flüchtige Beobachtung“, wie Rabl sich ausdrückt, handelt, bei welcher amorphes Hämo-

siderin für Krystalle gehalten worden ist. Es ist auch für den Menschen schon lange bekannt, dass Blutergüsse längere Zeit in dem Corpus luteum erhalten bleiben können, so lange dass hinreichend Zeit für die Ausscheidung von Krystallen bleibt. —

Aus den oben referierten Arbeiten geht hervor, dass es sich bei Schliessung des Follikels um denselben Vorgang handelt ganz gleich ob das Ei in dem Follikel zu Grunde geht, ob es nach aussen entleert wird und verloren geht oder ob es befruchtet wird. Dabei muss man von denjenigen Fällen absehen, wo die Atresie sehr früh eintritt ehe die Follikel eine erhebliche Grösse erlangt haben und ehe Reifungserscheinungen an dem Ei aufgetreten sind, denn hier scheint es sich um eine allmähliche Resorption des Inhaltes und ein Zusammensinken des Follikels ohne erhebliche Wucherung innerhalb der Wand zu handeln. Die Vorgänge bei Schliessung des Follikels würden sich beim Menschen und den höheren Säugetieren auf Grundlage der erwähnten Arbeiten in folgender Weise zusammenfassen lassen:

Vor Eröffnung des Follikels fängt eine Wucherung der Tunica interna der Follikelwand an, wobei ihre Zellen grösser, rundlich, polyedrisch werden, sodass sie in ihrem Aussehen Epithelzellen ähneln, in dem Protoplasma dieser Zellen tritt eine feinkörnige fettähnliche Masse auf; die Follikelepithelzellen (die Zellen des Stratum granulosum) zeigen bereits eine fettige Degeneration, wodurch das Ei in seiner Verbindung mit der Follikelwand gelockert wird. Die dem Ei anliegenden Epithelzellen (die Corona radiata Bischoffs) und — bei Tieren — die der Follikelwand anhaftende äussere Reihe des Stratum granulosum werden zuletzt von der Degeneration befallen. Zwischen Follikelepithel und Tunica interna bildet sich bereits vor beginnender Ausscheidung des Liquor folliculi eine Grenzhaut (Glasmembran, Basalmembran), die nach älteren Untersuchungen von dem Follikelepithel, nach den neueren von der Tunica interna ausgeschieden wird. Damit ist die Entstehung dieser Haut indessen noch nicht entschieden; es bleibt noch das Ergebnis weiterer Untersuchungen abzuwarten und wie oft haben wir nicht schon erlebt dass die „neuesten" Untersuchungen die „neueren" umgestossen und die „älteren" wieder zu Ehren gebracht haben. Öffnet sich der Follikel, so werden das Ei, die Follikelflüssigkeit und das degenerierte Follikelepithel, wenigstens zum grössten Teil, nach aussen entleert; die Lücke wird zunächst — wenigstens in den meisten Fällen — durch einen Bluterguss ausgefüllt, die stark gewucherte Tunica interna, deren eigentümliche, oben beschriebene Zellen (die sogenannten Luteïnzellen) durch einfache Hypertrophie beträchtlich an Grösse zugenommen haben, und in deren Protoplasma die Ablagerung

der feinkörnigen fettähnlichen Masse in gesteigertem Masse stattgefunden hat, dringt papillenartig in die Lücke ein. Hierdurch, zum grossen Teil aber durch retikuläres Bindegewebe, welches aus der Tunica interna (nach Rabl aus der Tunica externa) stammt und mit den Luteïnzellen vordringt, wird die Lücke ausgefüllt. Der Bluterguss wird allmählich resorbiert, die Luteïnzellen bilden sich zu Bindegewebszellen zurück, zum Teil zerfallen sie; aus dem Corpus luteum ist ein Corpus albicans oder fibrosum, dessen Aussehen und ferneres Schicksal bekannt ist, geworden. Berstet der Follikel nicht, so findet keine Blutung in die Höhle statt, das Ei degeneriert, die Follikelflüssigkeit wird resorbiert, das Follikelepithel schwindet vollkommen, die Füllung der Lücke geschieht in derselben Weise wie oben beschrieben. Die Glasmembran wird nach Rabl in Hyalin umgewandelt und lässt sich — nach Rabl — manchmal als hyalines Band im Stroma ovarii nachweisen.

Die Schwängerung des ausgestossenen Eis bewirkt keine prinzipielle Veränderung in den Vorgängen bei der Schliessung der Follikelhöhle. Nur wird infolge der Hyperämie des Eierstockes und der günstigen Ernährungsverhältnisse das Corpus luteum im ganzen grösser und die Luteïnzellen mehr entwickelt. Ein solches Corpus luteum braucht längere Zeit zu seiner Rückbildung und das aus einem Corpus luteum verum hervorgegangene Corpus albicans oder fibrosum bleibt auch längere Zeit bestehen. Rabl hat bei einer 60jährigen und einer 70jährigen Frau Gebilde gesehen, die er als Corpora fibrosa vera deutet.

Eine Entstehung der Luteïnzellen aus Epithelzellen ist beim Menschen und den höheren Säugetieren nicht nachgewiesen.

Der Inhalt der Arbeit Sobottas über die Entwickelung des Corpus luteum bei der Maus (64) ist hinreichend bekannt. Der springende Punkt darin ist, dass die Luteïnzellen aus dem Follikelepithel durch einfache Hypertrophie der Zellen entstehen und dass die bindegewebigen Zellen der Theca folliculi nur nebensächlich zum Aufbau des gelben Körpers beitragen. Das Corpus luteum der Maus ist also epithelialen nicht bindegewebigen Ursprunges. Diese seine Ansicht findet Sobotta (67) „sogar bis auf äussere Ähnlichkeiten" durch Stratz (68), welcher über verschiedene Säugetiere (Tupaja, Sorex u. a.) arbeitete, bestätigt. Auf dem letzten Anatomen-Kongress (Tübingen 1899) gab van Beneden eine vorläufige Mitteilung der Untersuchungen seines Schülers Honoré bekannt, worin die Ansicht Sobottas über die epitheliale Herkunft der Luteïnzellen, was das Kaninchen betrifft, bestätigt wird. Eine ausführliche Bearbeitung dieser Untersuchungen, sowie derjenigen von Bellog (citiert von Honoré) liegt noch nicht vor und deswegen können diese Arbeiten hier nicht berücksichtigt werden.

Einer näheren Aufklärung in Sobottas Arbeit sind folgende Punkte bedürftig:

1. Sind die Gebilde, welche in Fig. 3 und 4 (bezw. in dem gleichalterigen Präparat Fig. 5) dargestellt sind, wirklich geplatzte Follikel und als Übergangsstadien zu der Fig. 6 zu betrachten?

Fig. 1 und 2 stellen einen reifen und zwei soeben geborstene Follikel dar; an allen drei sieht man eine ganz beträchtliche Wucherung der Theca interna mit Mitosen und Bildung von protoplasmareichen Zellen. In den Abbildungen Fig. 3 und 4 ist die Theca interna bedeutend weniger entwickelt, trotzdem sie doch erst jetzt ihre Hauptarbeit — auch nach Sobotta — beginnen soll, nämlich die Bildung des Bindegewebes. Wie ist das zu erklären? Denn dass die starke Entwickelung der Theca interna in Fig. 2 nur eine scheinbare sein sollte, hervorgerufen durch das Zusammenfallen des Organs, wie Sobotta meint, ist nicht anzunehmen. Man sieht doch deutlich an den Fig. 1 und 2 (ganz besonders 2a), dass die Tunica interna in der That stark entwickelt ist, wie in Fig. 1, wo der Follikel noch voll ist.

Die in Fig. 3 und 4 dargestellten Präparate machen eher den Eindruck als stammten sie von Follikeln, die jünger sind als der in Fig. 1 dargestellte reife Follikel; in letzterem zeigt das Follikelepithel keine neue (nur abgelaufene) Mitosen; in den in Fig. 3 und 4 dargestellten Follikeln ist das Follikelepithel dagegen noch in Vermehrung begriffen und die Theca interna ist noch weniger entwickelt als in Fig. 1. Dass das Ei fehlt, kann am Ende doch auch darauf beruhen, dass es von dem Schnitt nicht getroffen ist. Oder es können ja Follikel sein, die ungeöffnet atresieren, mit der Degeneration des Eies anfangend (siehe Rabl), ein Vorgang, der doch wohl ebensogut bei der Maus vorkommt wie bei anderen Tieren. Die Rissöffnung war nicht mehr zu erkennen und das Keimepithel überzog als cylindrische Zellschicht den Follikel — zwei Stunden (Fig. 3) nach der mutmasslichen Berstung! Das ist doch auffällig. Wo ist der Beweis, dass Fig. 3 die erste Stufe eines Corpus luteum ist? Sobotta spricht stets mit ziemlicher Bestimmtheit von dem ausgestossenen Ei, welches zu diesem oder jenem Follikel beziehungsweise Corpus luteum gehört hat. Wie kann er das entscheiden? Es platzen, so viel ich aus seiner Arbeit sehen kann, stets mehrere Follikel (ob gleichzeitig?) — einmal fand er sogar ungefähr die Hälfte der Follikel beider Ovarien geplatzt, pag. 270 —, sodass ein nachträgliches Rangieren der Eier doch nicht in jedem Falle möglich ist. Es werden vielleicht doch in dem Eierstock, aus welchem die Fig. 3 und 4 stammen, noch mehrere geplatzte Follikel oder jüngere

Corpora lutea gewesen sein — wie sahen die aus? Gehörten die ausgestossenen Eier keinem von diesen?

Die Entwickelungsstufen eines Corpus luteum, die in Fig. 3 bis 5 dargestellt werden sollen, sind die allerwichtigsten; mit ihnen steht und fällt die Lehre von dem epithelialen Ursprung der Luteïnzellen. Man darf also eine weit festere Begründung derselben beanspruchen als wie bis jetzt geschehen ist. So wie die Sache gegenwärtig liegt, kann man die fraglichen Gebilde (Fig. 3 und 4) nicht als Anfangsstufen eines Corpus luteum mit absoluter Gewissheit annehmen.

Nehmen wir nun wegen der zweifelhaften Natur der in Fig. 3—5 dargestellten Gebilde die in Fig. 6 und 7 abgebildeten Präparate — deren Alter auf 5—7 beziehungsweise 10—12 Stunden geschätzt wird (?) — als die auf Fig. 2 folgenden Stufen, so ist eine ganz andere Deutung möglich als die von Sobotta gegebene. Vergleicht man nämlich diese beiden Stufen (Fig. 3 u. Fig. 6—7) miteinander, so ist doch naheliegend anzunehmen, dass die in Fig. 6 mit „l" bezeichnete Schicht von grossen Zellen aus der mit „th. i" bezeichneten Zone (Theca interna) in Fig. 2 entstanden ist. Für diese Annahme würden folgende Momente sprechen: die Zellschicht reicht in Fig. 6 bis an die Tunica externa wie in Fig. 2. Ferner: die Zellschicht in Fig. 6 und in Fig. 7 wird — gerade wie die Schicht „th i" in Fig. 2 — von Bindegewebe durchsetzt und hat innen, nach der Follikelhöhle zu, eine ähnliche Begrenzung wie „th i" in Fig. 2 und nicht eine unregelmässige gezackte wie das Follikelepithel in Fig. 1 u. 2; auf etwas älteren Stufen (Fig. 11) ist diese Begrenzung deutlich bindegewebig. Dass die, inzwischen grösser gewordenen, Zellen gegen einander deutlicher abgrenzbar geworden sind, wird wohl darauf beruhen, dass mehr Bindegewebe zwischen ihnen sich abgelagert hat. Der Umstand, dass die wandständigen Zellen dieser Schicht gelbe Körner in ihrem Innern zeigen, die mehr centralen dagegen nicht, spricht nicht gegen die Herkunft der Zellschicht aus der Theca interna und ist wohl dadurch zu erklären, dass die central belegenen viel jünger sind; auf späteren Stufen (Fig. 15) enthalten sie alle die gelbe körnige Masse. Übrigens hat Sobotta auch Kernteilungsfiguren in den genannten körnigen Zellen gesehen (Fig. 2a und pag. 178).

Ist die gedachte Zellschicht nun wirklich aus der Theca interna und nicht aus dem Follikelepithel entstanden, so muss die Frage nach dem Verbleib des letzteren berücksichtigt werden. Da sind zunächst zwei Möglichkeiten: Entweder wird es — in Analogie mit dem Vorgang bei den Haussäugetieren und beim Menschen — durch die Follikelöffnung ausgestossen. Dass das Epithel in dem in Fig. 2 abgebildeten soeben geplatzten Follikel noch

vorhanden ist, spricht nicht hiergegen, weil das Tier doch wohl getötet sein kann, ehe der Follikel seinen Inhalt vollständig entleert hatte. Oder die Epithelmasse, welche zurückblieb, hat sich verflüssigt und ist in die Flüssigkeit übergegangen, welche das Innere des Corpus luteum ausfüllt und welche — nach den Zeichnungen zu urteilen — in Vergleich mit Fig. 1 ein trübes Aussehen hat. Sobotta sagt allerdings, dass er keine Degenerationserscheinungen an dem Follikelepithel reifer oder frisch geplatzter Follikel gesehen hat. Es ist aber auch nicht notwendig, dass das Verschwinden des Follikelepithels auf dem Wege der fettigen Degeneration geschieht. Nach Rabl findet bei der Katze und in „einigen Fällen beim Meerschweinchen" ebenfalls keine fettige Degeneration des Follikelepithels statt. Der Umstand, dass Sobotta in den soeben geplatzten Follikeln (wie in Fig. 1 dargestellt) keine neue Mitosen sondern nur Endstadien derselben (pag. 278) fand, ist doch wohl ein Zeichen, dass das Follikelepithel im Absterben begriffen ist.

2. Sobotta unterscheidet unblutige und blutige Corpora lutea. Die vorher erwähnten Präparate stammen von unblutigen. Dieser Unterschied in den gelben Körpern ist auffällig und es scheint mir doch fraglich, ob es so rein zufällig ist, wenn eine Blutung in die Follikelhöhle stattfindet oder nicht. Das in Fig. 8 abgebildete Corpus luteum mit Bluterguss zeigt die Verhältnisse sehr klar, wenn man die vorhergehende in Fig. 1 abgebildete Stufe zum Vergleich heranzieht. Die Zellschicht geht unmittelbar in die Tunica externa über und ist nach innen, nach der Follikelhöhle zu mit einem Bindegewebssaum umgeben. Jeder würde deshalb ohne weiteres die Zellschicht als die verdickte Tunica interna ansprechen und das Follikelepithel als verschwunden ansehen können.

Es ist eine empfindliche Lücke, dass Sobotta keine jüngeren Stadien von den blutigen Corpora lutea als das in Fig. 8 abgebildete beschreibt, und doch würde es von grosser Wichtigkeit sein, zu wissen, welches das Schicksal des Follikelepithels gerade bei diesen Corpora lutea ist, die so viel Ähnlichkeit mit den Corpora lutea anderer Tiergattungen haben.

Wie oben hervorgehoben ist bei den „unblutigen Corpora lutea" der Beweis nicht gebracht, dass das Epithel an der Bildung dieser Gebilde sich beteiligt, weil die Übergangsstufen, die das klarlegen müssen, fehlen. Solange es nicht für die blutigen Corpora lutea nachgewiesen worden ist, dass das Follikelepithel nicht zu Grunde geht — und dazu sind erheblich jüngere Stadien als die von Sobotta beschriebenen erforderlich — solange ist es noch nicht bewiesen, dass die grossen Zellen in der Wand des Corpus luteum, die Luteïnzellen, bei der Maus epithelialen Ursprunges sind.

Die Arbeit Sobottas (65) über die Bildung des Corpus luteum beim Kaninchen stützt sich in vielen wichtigen Punkten auf die von der Maus und dieselbe Ansicht wie dort wird in dieser verfochten, dass nämlich das Corpus luteum eine epitheliale Bildung ist. Wegen der Abhängigkeit der Schlussfolgerungen von einander, steht und fällt die Lehre von der Entwickelung des Corpus luteum bei dem Kaninchen mit der von der Maus.

Hier mag hervorgehoben werden, dass Sobotta, im Gegensatz zu der Maus, in dem sprungfertigen Follikel der Kaninchen eine Basalmembran zwischen Follikelepithel (Stratum granulosum) und Tunica interna fand.

Ferner findet sich eine Angabe, die in Widerspruch zu anderen neueren Arbeiten steht und die von gewisser Bedeutung ist.

Sobotta sagt nämlich, dass er in mehreren in Ausbildung begriffenen Corpora lutea — bei der Maus in unblutigen, bei dem Kaninchen in blutigen — die Eier gesehen hat.

Nach Rabl bilden sich nun — auch bei Kaninchen — in solchen Follikeln, wo Reste der Eier aufgefunden wurden — Rabl nennt sie atresierende Follikel — die grossen Zellen (Luteïnzellen) aus Bindegewebszellen, während sie, nach Sobotta, bei der Maus und beim Kaninchen aus den Epithelzellen des Follikels hervorgehen. Beim Kaninchen (und übrigens auch bei der Maus, der Ratte und dem Menschen) gehen aber die Follikelepithelzellen unter den in Betracht gezogenen Verhältnissen nach Rabl u. A. fettig zu Grunde und beteiligen sich nicht an dem Aufbau des Corpus luteum. Sobotta geht über diesen Widerspruch hinweg, indem er atresierende Follikel mit zu Grunde gehendem Epithel als „pathologische Bildung" bezeichnet; eine Behauptung, für die noch die Belege fehlen.

Es würde übrigens nicht im mindesten den Wert der Arbeit Sobottas beeinträchtigen, falls am Ende aus derselben hervorgehen sollte, dass das Corpus luteum bindegewebigen Ursprunges sei. Im Gegenteil, sie würde um so wertvoller sein, weil dann die Kluft überbrückt wäre. Aus den Verhandlungen über das Corpus luteum bekommt man aber den Eindruck, als meinten einige Autoren, ein „bindegewebiges" Corpus luteum sei minderwertiger als ein „epitheliales".

v. Koelliker (69) unterscheidet — wie E. v. Beneden — an der Follikelwand drei Schichten, nämlich ein Stratum fibrosum externum (= Tunica externa), ein Stratum medium cellulare (= Tunica interna) und ein dünnes Stratum fibrosum internum, welches beim Menschen durch die von v. Koelliker aufgefundene Membrana propria (= Glashaut, Basalmembran) vertreten wird. Die mittlere zellenreiche Schicht (Tunica interna) wuchert nun in gewissen Fällen mächtig heran und unter reicher Ver-

mehrung der Blutgefässe gestaltet sich diese Schicht bald zu einer Art gefalteter Membran, an der zwei Teile hervortreten: gefässhaltige Bindesubstanzzüge und grosse runde Zellen. Die Bindesubstanzzüge bilden ein Netz mit engeren und weiteren Maschen, dessen Balken und Gefässe auf der einen Seite in der Tunica fibrosa externa (Tunica externa) wurzeln, auf der anderen zu der Tunica fibrosa interna zusammenfliessen, die infolge dieser Entwickelung auch etwas an Dicke zunimmt. Je mehr die Tunica interna zunimmt, um so mehr verkümmert und schwindet die Membrana granulosa und das Ei selbst, bis schliesslich beide bis auf geringe Überreste vergehen.

In ähnlicher Weise wie bei der eben geschilderten Atresie wuchert die Tunica interna des Follikels, wenn das Ei nach aussen entleert worden ist und v. Koelliker findet, dass zwischen der Corpora lutea vera und der Corpora lutea atretrica in der Entwickelung kein wesentlicher Unterschied besteht, abgesehen von der bedeutenderen Grösse der zelligen Elemente der ersteren, eine Ansicht, die bereits deutlich von E. v. Beneden ausgesprochen worden ist. Ob van Beneden diese Ansicht noch vertritt, kann nach den Verhandlungen auf dem letzten Anatomen-Kongress (1899) zweifelhaft erscheinen. Nach v. Koelliker sind also die sogenannten Luteïnzellen nicht epithelialen, sondern bindegewebigen Ursprunges.

In der auf den Vortrag v. Koellikers folgenden Diskussion bemerkt His (siehe 69), dass beim Menschen und bei grösseren Säugern die Bildung der Corpora lutea aus der M. follic. interna (= Tunica folliculi interna) absolut nicht anzugreifen ist. Nicht allein ist der Bau der M. follic. int. völlig identisch mit dem des frischen C. luteum, sondern man kann auch Schritt für Schritt den Übergang der einen Bildung in die andere verfolgen. — His vertrat auch auf dem letzten Anatomen-Kongress (1899) diese Ansicht und ist also seinem Standpunkt treu geblieben, dass die Wand des Corpus luteum und also auch die Luteïnzellen bindegewebigen Ursprunges sind.

Die Arbeit von Kreis (70) bringt keinen Beitrag zur Entstehung des Corpus luteum und Herkunft der Luteïnzellen. Kreis beachtet weiter nicht die strittigen Punkte und ohne irgendwie einen Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauung zu versuchen, fasst er die Wand des Corpus luteum als Membrana granulosa auf. Infolgedessen bezeichnet er die äussere Follikelhülle mit ihren stark entwickelten Gefässen als Tunica interna! Seine Altersbestimmung der Corpora lutea ist ganz wertlos, „weil sie nach der Zeit die seit der letzten Menstruation verstrichen war und nach der Faltung und Dicke der Rinde sowie der Beschaffenheit des centralen

Blutergusses“ bestimmt wurde. Über die Rückbildung der Corpora lutea bringt die Arbeit nur bekanntes. —

Hanau (71) pflanzte jungen Hühnern die frisch exstirpierten Testikel von Hähnen ein ohne oder nach vorheriger — wie die Sektion zeigte allerdings unvollkommener — Entfernung des Ovarium. Der Erfolg war ein total negativer und die Sektion ergab, dass die implantierten Testikel nekrotisch eingekapselt und resorbiert worden waren.

Ein Hahn, welcher Teile von Testikeln bei der Kastration behält, bewahrt auch äusserlich die männlichen Kennzeichen, während Kamm und Bartlappen prompt in wenigen Wochen verbleichen, die Bartlappen auch welk werden und der Kamm schrumpft, wenn durch Rekastration der Rest der Geschlechtsdrüse losgerissen oder entfernt wird.

Zurückgelassene Hodenstücke beim Hahn runden sich übrigens zu kleinen wieder ganz mit bindegewebiger Kapsel überzogenen Gebilden ab, die Spermatozoen enthalten.

Mit diesen Ergebnissen in Einklang steht die Beobachtung der Metzger, welche dem Fleisch eines geschlachteten männlichen Schweines eine unvollkommen gebliebene Kastration durch den ranzigen Geruch anmerken, wenn der Testikelrest auch noch so klein ist.

Sellheim (72) sucht die überlieferten Beobachtungen der Geflügelzüchter über Aussehen und Benehmen der Kapaunen zu entkräften und zwar an der Hand von acht italienischen Hühnern, welche im Alter von 2—2½ Monaten kastriert wurden; die Hälfte hiervon wurde bis über ein Jahr nach dem Eingriff genau beobachtet. Bei Sellheims Kapaunen trat indessen auch die bekannte Schrumpfung der Kämme, Bartläppchen und Ohrscheiben ein, auch blieb der Kehlkopf in der Entwickelung zurück und hielt, was seine Grösse betrifft, die Mitte zwischen dem des ausgebildeten männlichen und weiblichen Tieres. Das Gefieder entwickelte sich aber in prächtigerer Weise als bei der Henne und die Sporen entwickelten sich annähernd gleich wie beim Hahn. — Die Versuchsreihe Sellheims ist doch wohl eine viel zu kleine — die Kastration war obendrein bei zwei Vögeln unvollständig — um die an Tausende von Kastrationen sich anlehnende Beobachtung der Geflügelzüchter, welche mit denjenigen anderer Tierzüchter vollkommen übereinstimmt, dass ein kastriertes männliches Individuum in seinem Aussehen dem weiblichen sich nähert, abschwächen zu können.

Sellheim sucht ferner die, besonders von Yarell bekanntgegebene, Beobachtung englischer Geflügelzüchter, wonach die Resektion des Eileiters — weil zu Atrophie der Geschlechtsdrüse führend — ähnliche Erschei-

nungen, wie die Entfernung des Eierstockes hervorruft, an der Hand seines Materials (sieben Operationen) als falsch hinzustellen.

Es ist ja möglich, dass Sellheim hierin Recht behalten wird; jedoch sind auch hier wie in der ganzen Kastrationsfrage, wo die Individualität doch auch noch eine grosse Rolle spielt, weit zahlreichere Versuche notwendig.

In enger Berührung mit dieser Frage stehen die von Georg Abel (73) an der Hand des reichen Materials der Universitäts-Frauenklinik zu Leipzig mit grosser Ausdauer und Sorgfalt gesammelten Beobachtungen über das Schicksal von Patienten, bei welchen wegen Carcinom oder Myom der ganze Uterus entfernt worden war, die Ovarien aber zurückgelassen worden waren. Diese Beobachtungen (20 Fälle) zeigten, dass nach Fortnahme des Uterus auch die Ovarien einer mehr oder weniger raschen Atrophie verfallen, welche schon vor der Altersgrenze der natürlichen Klimax ein völliges Erlöschen der Ovarialfunktionen bedingt.

Szabo (74) untersuchte im physiologischen Universitäts-Institut zu Budapest Milchdrüsen von Meerschweinchen. Seine Ergebnisse bestätigten diejenigen anderer Forscher (Benda, Jakowsky, Kadkin, Mori, Nissen, van Tussenbroek, Steinhaus, siehe meine Abhandlung in v. Bardelebens Handbuch der Anatomie) und sind ein weiterer Beweis, dass diejenigen Recht haben, welche meinen, dass die Milchdrüse nach Art der Schweisdrüse funktioniert. In Übereinstimmung mit den genannten Forschern fand er, dass das Epithel der Milchdrüse immer einschichtig ist, dass die Zellen in der thätigen (stillenden) Drüse nicht zu Grunde gehen, sondern eine und dieselbe Zelle ist während der ganzen Laktationszeit der Sekretion fähig; ferner sah Szabo Mitosen nur in den Milchdrüsen schwangerer Tiere und in solchen aus den ersten Tagen nach der Geburt, nie aber in Zellen von Drüsen, welche bereits mehrere Tage Milch absondern.

Szabo hebt hervor, dass das Chromatin der Zellkerne in der stillenden Drüse so charakteristisch an der Peripherie derselben angereiht ist, dass man hierin die thätigen von den ruhenden Zellen unterscheiden kann. Das Zellprotoplasma der thätigen Drüse ist granuliert und schliesst insbesondere gegen das Lumen zu zahlreiche Fetttröpfchen ein; jede Zelle enthält zwei sogar drei Kerne.

In der von Paterson (75) untersuchten indischen Elefantin lag das Ovarium, wie aus früheren Sektionen bereits bekannt, in einer seichten

Tasche, aber es bedarf wohl einer genaueren Untersuchung, wenn es heisst, dass es mit einem glänzenden Überzug von Peritonaeum bekleidet war.

Die Tuba Fallopii war beiderseits sehr lang (r. 51, l. 57 engl. Zoll), bedeutend länger als in den bisher secierten Elefanten. Die Tuba ging unmerklich in das Uterushorn über.

Der Uterus war einkammerig, was beim Elefant nicht immer der Fall ist, häufig genug ist der Uterus der Länge nach durch ein vollkommenes oder teilweises Septum in zwei Behälter geteilt. Der untere Teil des Uterus ist jedoch stets einkammerig. Der Uterus liess ferner ein Corpus und eine Cervix erkennen und war durch ein deutliches Os uteri externum von der Scheide getrennt. Die Schleimhaut des Corpus war glatt, die der Cervix in Längsfalten gelegt. Das Os uteri externum war in diesem Falle kreisförmig und prominent. Nach dem Sinus urogenitalis hin war die Scheide durch einen Hymen abgeteilt; letzterer besteht aus einem rechten und linken Lappen, welche mit ihrer freien Kante einander berühren. Die Sinus zu beiden Seiten des Introitus vaginae sind nicht Reste der Wolffschen Gänge, wie frühere Autoren annahmen. Im Gegensatz zu Hunter ist Paterson der Ansicht, dass die Vagina als Kopulationsorgan dient.

VI.

Sehorgan.

Von

E. Kallius, Göttingen.

Mit 7 Figuren im Text.

Litteratur.

1. Addario, Su di un vizio di conformazione del cristallino con contributo allo sviluppo dell' occhio dei vertebrati. Arch. Ottalm. Vol. 5. Fasc. 1/2. pag. 51. 1897. (Nicht zugänglich.)
2. Agababow, Die Innervation des Ciliarkörpers. Anat. Anz. Bd. VIII. (Kurze Mitteilung von Prof. Arnstein.) Auch russische Dissertation. Kasan 1893.
3. Derselbe, Untersuchungen über die Natur der Zonula ciliaris. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 50. 1897. pag. 563—588 mit 1 Taf.
4. Alt, Adolf, Is there a Layer of Pigment Epithelium-Cells between the Choroid and Retina? Amer. Journ. Ophthalmol. Nr. 2. pag. 39. (A. tritt den im vorigen Bericht erwähnten Ausführungen von Lindsay Johnson über die Pigmentzellen der Retina entgegen.)
5. Derselbe, Observations concerning the endothelial Lining of the anterior Chamber in Health and Disease. With Microphotographs (Conil). Americ. Journ. of Ophthalmol. Vol. 13. Nr. 7. pag. 207. (Nicht zugänglich.)
6. Andogsky, N., Zur Frage über die Ganglienzellen der Iris. Aus der Augenklinik von Bellarminoff in St. Petersburg. Arch. f. Augenheilk. Bd. 34. H. 2. pag. 86—98. 7 Abbildungen.
7. Apolant, H., Über das Ganglion ciliare. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abteil. Jahrg. 1896. H. 3 u. 4.
8. Derselbe, Über das Ganglion ciliare. Verhandl. d. anat. Gesellsch. auf d. 10. Vers. in Berlin vom 19.—22. April. 1896. pag. 173—174.
9. Derselbe, Über die Beziehung des Nervus oculomotorius zum Ganglion ciliare. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 47. pag. 655—668. 1 Tafel.
10. Axenfeld, Th., Bemerkungen zur Physiologie und Histologie der Thränendrüse. Ber. über die 27. Versamml. d. ophthalmol. Gesellsch. Heidelberg 1898 u. Wiesbaden 1899. pag. 28—32.

11. Bajardi, Zur vergleichenden Histologie der Iris. Gazetta medica di Torino. 1893. Nr 37.
12. Derselbe, Contribution à l'histologie comparée de l'iris. Arch. ital. de biologie. Tom. XIX. 1893. pag. 210—213.
13. Bedford, Ch. H., Arcus senilis at twenty years of age. British med. Journ. Nr. 1776. pag. 72. 1895. (Arcus senilis bei einem 20jähr. Manne am oberen Teil der Cornea, vielleicht bedingt durch eine trachomatöse Erkrankung des oberen Lides.)
14. Beer, Th., Die Accommodation des Cephalopodenauges. Arch. f. d. gesamte Physiol. Bd. 67.
15. Derselbe, Die Accommodation des Fischauges. Arch. f. d. gesamte Physiol. Bd. 58. pag. 523—650. Mit 1 Taf. u. 35 Textfig.
16. Derselbe, Die Accommodation des Auges bei den Amphibien. Arch. f. d. gesamte Physiol. Bd. 73. pag. 501—534. Mit 14 Textfig.
17. Derselbe, Die Accommodation des Auges bei den Reptilien. Arch. f. d. gesamte Physiol. Bd. 69. pag. 507—568. Mit 32 Textfig.
18. Derselbe, Studien über die Accommodation des Vogelauges. Arch. f. d. gesamte Physiol. Bd. 53. pag. 175—237. Mit 4 Taf. u. 4 Holzschn.
19. Derselbe, Die Accommodation des Auges in der Tierreihe. Nach einem beim IV. internat. physiol. Kongr. in Cambridge gehaltenen Vortrage. Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. 1898. Nr. 42. S. A. 35 pag.
20. Bietti, A., Sulla distribuzione e terminazione delle fibre nervose nel corpo ciliare. Ann. Oftalmolog., Anno 26. Fasc. 3. pag. 215—222. Con tav. 1897. (Citiert nach dem Bericht von H. Virchow im Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, herausgegeben von Schwalbe. N. F. Bd. III. Litteratur 1897. pag. 973.)
21. Derselbe, Contribuzione allo studio del tessuto elastico nell' occhio. Arch. Ottalm. Anno 4. Fasc. 7/8. pag 217—224. 1 tav. (Nicht zugänglich.)
22. Bock, E., Zur Kenntnis der gesunden und kranken Thränendrüse. Wien, Safár. 8°. 90 pag. (Nicht zugänglich.)
23. Buchanan, Leslie, The Glands of the ciliary Body. Journ. of Anat. and Physiol. London. Vol. XXXI. N. S. Vol. XI. pag 262—267. 1 Taf. 1897.
24. Bullar, J. F., Malformation of Iris. St. Bartholomews Hospital Reports. London 1893. Vol. 29. pag. 297. (Unregelmässigkeiten der Pigmentierung bei dem linken Auge eines 9jähr. Knaben werden beschrieben.)
25. Cabannes, Sur l'embryogénie des anomalies congénitales des points et canalicules lacrymaux. Clin. ophthal. de la faculté de méd. de Bordeaux. Arch. d'ophthalmologie. Tom. XVI. Nr. 7. pag. 423—431.
26. Campos, Recherches expérimentales et cliniques sur les nerfs sécréteurs des larmes. Arch. d'ophthalmologie. Tom. XVII. pag. 529—542.
27. Derselbe, La portion réfléchie de la membrane hyaloïde. Arch. d'ophthalmologie. Tom. XVIII pag. 748.
28. Cirincione, G., Über die Entwickelung der Capsula perilenticularis. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. Supplementband (His gewidmet) zum Jahrgang 1897. pag. 171 bis 192.
29. Derselbe, Untersuchungen über das Wirbeltierauge. (Die Entwickelung der Capsula perilenticularis.) 9 Taf. Leipzig, Veit & Co. Fol.
30. Collins, E. Treacher, The Glands of the Ciliary Body in the Human Eye. Transact. of the Ophthal. Soc. Vol. XI. 1891.
31. Derselbe, The Glands of the Ciliary Body: a Reply to some recent Criticisms concerning them. Ophthal. Review. Vol. XV. Nr. 173. 1896. (Nicht zugänglich.)
32. Cosmettatos, Recherches sur le développement des voies lacrymales. Thèse, Paris 1898. 40 pag. mit 9 Textfig.

33. Deyl, J., Über den Eintritt der Arteria centralis retinae in den Sehnerv beim Menschen. Anat. Anz. Bd. 11. pag. 687—692.

34. Dieckmann, Adolf, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Neugeborenen-Auges. (Kgl. Univ.-Augenklinik.) Marburg 1896. 8°. 41 pag. Inaug.-Diss.

35. Dodd, H., Congenital Pigmentation of Retina. Tr. of the Ophthalmologic. Society of the Univ. Kingdom. Vol. XV. 1895. pag. 194. (Nicht zugänglich.)

36. Duclos, Jean Marie, Étude sur les dimensions du cristallin. Bordeaux Thèse. 62 pag.

37. van Duyse et Ruthen, Colobome double des paupières bride oculopalpébrale et anomalies iridiennes du côté gauche. Anomalie non décrite du canal lacrymal et fente oblique incomplète de la face du même côté. Arch. d'ophthalm. T. XVII. pag. 4—24. (Sämtliche Anomalien wurden an einem Individuum beobachtet.)

38. D'Erchia, Contributo allo studio della struttura e delle conncessioni del ganglio ciliare, Monitore Zoologico italiano Anno V. Fasc. 9—10. 1894. Anno VI. Fasc. 7. 1895.

39. Eversbusch, O., Ein auch in anatomischer Hinsicht bemerkenswerter Fall von einseitiger traumatischer Thrombose der Netzhautvenen, verbunden mit Blutung im Centralkanal des Glaskörpers. Klin. Monatshefte f. Augenheilk. Januarheft 1899, mit einer Tafel u. einer Textfigur. 29. H

40. Fick, A. Eug., Die Entwickelung des Auges. Augenärztl. Unterrichtstafeln, Heft 13. Breslau 1897, J. U. Korn. 8°. 23 pag. 9 Farbendr.

41. Fischel, Alfred, Über die Regeneration der Linse. Anat. Anzeiger Bd. 14. Nr. 14. pag. 373.

42. Fröhner, R., Ein Fall von vielfacher Missbildung des Auges. Würzburg. 25 pag. Inaug.-Diss. (In beiden Augen Microcornea, Coloboma iridis et chorioideae. Coloboma lentis, Coloboma nervi optici, Arteria hyaloidea persistens im rechten Auge.)

43. Fumagalli, A., Il tessuto elastico nella glandola lagrimale dell' huomo. Monitore zoologico italiano. Vol. VIII 1897. pag. 167—169. con una tav.

44. Gabriélidés, J., Recherches sur l'embryogenie et de l'anatomie comparée de l'angle de la chambre antérieure chez le poulet et chez l'homme. Muscle dilatateur de la Pupille. Thèse Paris 1895. Auch in Arch. d'ophthalm. T. XV. Nr. 3. pag. 176—193. 12 fig.

45. Geberg, Über die Nerven der Iris und des Ciliarkörpers bei Vögeln. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Histol. Bd. I.

46. Gebhardt, W., Isolation der Elemente der Krystallinse. Physiol. Institut d. Univ. Breslau 1896. Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikrosk. Bd. 13. Heft 3. pag. 306—307. Abst. fourn. R. micr. soc. London 1897. Pt. 2. pag. 173. (Konservierung des Bulbi in 4—10% Formollösung. Nach zwei Tagen in 50—60% Alkohol und Zerzupfen der Linse in Glycerin.)

47. Goette, A., Die Entwickelungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus). Leipzig 1875.

48. Golovine, Déplacement des glandes lacrymales. Arch. d'ophthalm. T. XVI. pag. 104. (Ein Fall von Dislocatio glandulae lacrymalis spontanea, sive Glandula lacrymalis mobilis. Die beweglich gewordene Thränendrüse war in das obere Augenlid zwischen Haut und Tarsus hinab getreten.)

49. Gonin, J., Étude sur la régéneration du cristallin. Beiträge z. pathol. Anat. u. allg. Pathol. von Ziegler. Bd. 19. pag. 497—532 mit 2 Tafeln. (Betrifft die Regeneration der Linse aus zurückgebliebenen Resten von Linsensubstanz.)

50. Greeff, R., Anleitung zur mikroskopischen Untersuchung des Auges. 5 Fig. Berlin, August Hirschwald. Bd. VII. 77 pag. 8°. (Nicht zugänglich.)

51. Grunert, Karl, Der Dilatator pupillae des Menschen, ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Irismuskulatur. 6 Taf. Arch. f. Augenheilk. Bd. 36. H. 4. pag. 319.

52. Derselbe, Der Dilatator pupillae des Menschen, ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Irismuskulatur. 1 Taf. Hab. Tübingen 1898. 50 pag. 8°.

53. Grynfeltt, Ed., Sur le développement du muscle dilatateur de la papille chez le lapin. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. T. 127. Nr. 23. 1898. pag. 966—968.
54. Derselbe, Sur la membrane de Henle dans l'iris de Mammifères. Soc. de méd. de Montpellier. Mai 1898.
55. Derselbe, Le muscle dilatateur de la pupille chez les Mammifères. 5 Taf. Thèse de doctorat en médecine. Montpellier 1899. 106 pag. 8°. Travail du laboratoire d'histologie de la Faculté de Médecine de Montpellier (M. Vialleton Professeur).
56. Gutmann, G., Zur Histologie der Ciliarnerven. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 49. pag. 1—6.
57. Hahn, W., Untersuchungen über den Bau der Ciliarnerven. 1. Extraokulärer Teil. Aus dem 1. anat. Inst. zu Wien. Wiener klin. Wochenschr. 1897. pag. 714.
58. Heine, L., Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die Accommodation des Vogelauges. v. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 44. Jahrg. Bd. XLV. 1898. pag. 469—496 mit 6 Textfiguren u. 3 Tafeln.
59. Hektoen, Ludvig, The fate of the Giant Cells which Form in the Absorption of Coagulated Blood Serum in the Anterior Chamber of the Rabbits Eye. 1 Taf. Journ. of Experim. Med. Vol. 3. Nr. 6. (Nicht zugänglich.)
60. Henckel, Friedrich, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des menschlichen Auges. 2 Taf. Anat. Hefte. Abt. 1. Arb. a. anat. Inst. H. 33. pag. 485—510.
61. Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte des menschlichen Auges. Dissert. Giessen. 24 pag. 8°.
62. Henle, J., Zur Entwickelung der Krystalllinse und zur Teilung des Zellkernes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. 1882.
63. Hess, Arbeiten aus dem Gebiete der Accommodationslehre. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. XLIII.
64. Hippel, Eugen v., Über Anophthalmus congenitus. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 47. Abt. 1. pag. 227—241. (Drei Fälle der Missbildung in einer Familie (unter neun Kindern). Beschreibung nebst bakteriologischen Untersuchungen. Die Missbildung besteht nicht in fehlender Anlage des Auges, sondern wird durch intrauterine Entzündungen hervorgerufen.)
65. Derselbe, Das Auge des Neugeborenen mit einer Abbildung im Text und vier Abbildungen auf vier Tafeln. Bericht über die 26. Versamml. d. ophthalm. Gesellschaft. Heidelberg 1897. Wiesbaden 1898. pag. 28—43.
66. Derselbe, Das Auge des Neugeborenen. Ophthalm. Gesellsch. Deutsche med. Wochenschrift. Jahrg. 23. Vereins-Beil. Nr. 22. pag. 162.
67. Derselbe, Über das normale Auge des Neugeborenen. 5 Taf. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 45. Abt. 2. pag. 286.
68. Holtzmann, Untersuchungen über Ciliarganglion und Ciliarnerven. Morphol. Arbeiten, herausgegeb. von G. Schwalbe. Bd. VI. pag. 1.
69. Hoor, C., Angeborener Irismangel (Aniridia) und Nystagmus mixtus. Wiener med. Wochenschr. Jahrg. 46. Nr. 34. pag. 1482—1483. (Anatomisch ohne Interesse.)
70. Howe, Lucien, Note concerning the Lens in the Eyes of Rodents. Tr. of the Amer. ophthalm. Soc. 31. annul Meet. 1895. pag. 432. (Nicht zugänglich.)
71. Huschke, E., Über die erste Entwickelung des Auges und die damit zusammenhängende Cyklopie. Meckels Arch. f. Anat. u. Physiol. 1832.
72. Inouye Tàyotaro, Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschishte der Linse. München 1895. 8°. 22 pag. Eine Doppeltafel. Inaug.-Diss.
73. Inouye, Patsushichi, Über die eigentümliche Farbe des Augenhintergrundes der mongolischen Rasse. Centralbl. f. Augenheilk. Jahrg. 20. Nr. 7. pag. 200—205. 4 Abb. (Unterschiede zwischen dem Auge der Europäer und dem der Japaner lassen sich grösstenteils auf eine grössere Dichtigkeit des Pigmentes der Netzhaut zurückführen. Chorioidealgefässe können sehr selten durch die Retina hindurch gesehen werden.)

74. Ischreyt, G., Zur Mechanik der Sklera. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. XLVI. 44. Jahrg 1898. pag. 677—704 mit einer Textfigur.
75. Derselbe, Anatomische und physikalische Untersuchungen der Rindersklera. 1 Taf. u. 5 Fig. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 48. Abt. 2. pag. 384—419.
76. Jeannulatos, P. G., Recherches embryologiques sur le mode de formation de la chambre antérieure chez les mammifères et chez l'homme. Embryogénie de la membrane pupillaire; part qu'elle prend dans l'évolution de l'iris. Paris Thèse 1896. 47 pag. Auch in: Arch. d'ophthalm. T. XVI. Nr. 9. pag. 529.
77. Joerss, K., Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie des Thränenschlauches. 1 Taf. Beitr. z. Augenheilk. H. 35/36. 1898 44 pag.
78. Johnson, G. Lindsay, On the Pupils of the Felidae. Proceedings of the Zoological Society of London 1894. Pt. 3. pag. 481—484. (Ohne allgemeineres Interesse.)
79. Keibel, Über einen menschlichen Embryo von 6,8 mm grösster Länge. Verhandl. d. anat. Gesellsch. auf der XIII. Versamml. in Tübingen. Ergänzungsheft zum XVI. Bd. des Anat. Anz. 1899. pag. 60—64.
80. Kessler, L., Zur Entwickelung des Auges der Wirbeltiere. Leipzig 1877.
81. Kirchstein, F., Über die Thränendrüse des Neugeborenen und die Unterschiede derselben von der des Erwachsenen. Inaug.-Diss. Berlin 1894. 30 pag.
82. Kiribuchi, Kyoji, Über das elastische Gewebe im menschlichen Auge nebst Bemerkungen über den Muscul. dilatator pupillae. 6 Fig. Arch. f. Augenheilk. Bd. 38. H. 2. pag. 177—184.
83. Klebs, A., Über ödematöse Veränderung des vorderen Hornhautepithels. Feinere Anatomie und Physiologie des vorderen Hornhautepithels unter Berücksichtigung der einschlägigen Litteratur. Beiträge z. pathol. Anat. u. allgem. Pathol. Bd. XVII. Heft 3. pag. 421—447. Eine Tafel. (Ausschliesslich von pathologisch-anatomischem Interesse.)
84. Kollock, Charles, Further observations on the Eye of the Negro. Transact. of the first panameric. med. Congr. Washington 1893. Pt. 2. 1895/96. pag. 1482—1484. (Nicht zugänglich.)
85. v. Koelliker, A., Über den Dilatator pupillae. Anatom. Anzeiger. Bd. 14. pag. 20. 1897.
86. Derselbe, Musculus dilatator pupillae. Verhandl. d. anat. Gesellsch. auf d. 12. Versamml. in Kiel v. 17.—20. April 1898. Ergänzungsheft zum Anatomischen Anzeiger. Bd. XVI.
87. Körbling, E., Über das Verhältnis der Pupillenweite zur Refraktion und zum Alter. Inaug.-Diss. München 1894. 20 pag. (Klinische Beobachtungen, die zum Teil mit der Annahme des Fehlens eines Musculus dilatator pupillae theoretisch erklärt werden.)
88. Krischewsky, J., Zur Entwickelung des menschlichen Auges, nebst Anhang: Zur Ätiologie der angeborenen Lidkolobome. Inaug.-Diss. Würzburg 1895. 30 pag. 2 Tafeln, 2 Tabellen. (Wesentlich neue Thatsachen über die Entwickelung des Auges werden nicht erbracht. Verf. versucht entwickelungsgeschichtliche Erklärungen für die im Titel erwähnten Missbildungen der Lider zu geben.)
89. Kunn, C., Ein Fall von Astembolie der Arteria centralis retinae nebst Bemerkungen über den Verlauf der makulären Arterie. Wiener med. Wochenschr. Jahrg. 44. Nr. 35. pag. 1521—1523. Nr. 36. pag. 1567—1570. (Klinische Beobachtung mit Angaben über Variationen im Ursprung der makulären Arterien.)
90. Lawford, J. B., Unusual Arrangment of retinal Vessels. Tr. of the ophthalm. Soc. of the un. Kingdom. Vol. XV. 1895. pag. 195. (Nicht zugänglich.)
91. Levin, Hugo, Über einen Fall von abnormer Schlängelung der Netzhautgefässe. 1 Taf. Arch. f. Augenheilk. Bd. 38. H. 3. pag. 257—267. (Beschreibung eines Falles von angeborener Schlängelung der Netzhautgefässe in Verbindung mit Hypermetropie.)
92. Loewenthal, N., Zur Kenntnis der Glandula infraorbitalis einiger Säugetiere. Mit zwei Abbild. Anat. Anz. Bd. X. pag. 123—130.

93. Lor, L., Notes anatomiques sur les glandes de l'orbite et spécialement sur une glande lacrymale méconnue chez le lapin. 2 Fig. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. norm. et pathol. Année 34. Nr. 4. pag. 468—486.

94. Lutz, Adolf, Beiträge zur Kenntnis der Drüsen des dritten Augenlides. Zeitschr. f. Tiermedizin. Bd. 3. Heft 2. pag. 129—144 u. Heft 3. pag. 181—193.

95. Marina, Alessandro, Das Neuron des Ganglion ciliare und die Centra der Pupillenbewegungen. Eine experimentelle Studie. 1 Taf. Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. XIV. H. 5/6. pag. 356—412.

96. Mayer, W., Ein Fall von Entwickelungsanomalie beider Augen. 1. Augenklinik in Wien. Wiener klin. Wochenschr. Jahrg. 8. Nr. 14. pag. 252—253. (Angeborene Hornhauttrübungen und angeborener Katarakt, verbunden mit teilweisem Bestehenbleiben des vorderen Teiles der Tunica vasculosa lentis.)

97. Melkirch (Arnstein), Zur Kenntnis des Ciliarkörpers und der Iris bei Vögeln. 7 Abb. Anat. Anz. Bd. 10. Nr. 1. pag. 28—35.

98. Merkel, Fr. u. Orr, Das Auge des Neugeborenen an einem schematischen Durchschnitt erläutert. Anat. Hefte. Bd. I. Abt. 1. H. 3. 1892. pag. 271—299.

99. Müller, Erik, Über Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation derselben bei Triton. 2 Taf. Aus d. II. anat. Inst. zu Berlin. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. H. 1. pag. 23—33.

100. Murrel, T., A congenital Iris Band across the pupillary space. Amer. Journ. ophthalm. St. Louis. Vol. XI. pag. 97. (Nicht zugänglich.)

101. Nerville, E., Sur le développment des follicules clos dans la conjonctive oculaire. Contes rend. de la société de Biologie. S. 10. T. 3. Nr. 15. pag. 451—454. 2 Fig. (Betrifft die Entwickelung der lymphoiden Elemente aus dem Epithel der Conjunctiva; daher mehr zur Histologie des retikulären Gewebes gehörig.)

102. Nicolas, Eugène, Le fond de l'oeil normal chez le cheval et les principales espèces domestiques. Thèse Bordeaux 1896. 87 pag. 1 Taf. (Verf. giebt eine sehr eingehende Schilderung von Ansichten des Hintergrundes des Auges vom Pferde, die mit dem Augenspiegel beobachtet wurden. Einige Anomalien werden beschrieben. Auch berücksichtigt er Igel, Maulesel, Rind, Hammel, Ziege, Hund, Katze.)

103. Nielsen, Marcel, Anomalies congénitales des points et des canalicules lacrymaux. Thèse pour le doctorat. Bordeaux. 4°. 48 pag. 1896.

103a. Osawa, G., Beiträge zur Lehre von den Sinnesorganen von Hatteria punctata. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 52. 1898.

104. Ovio, Considerazioni sulla nutrizione del vitreo. Atti d. XI. congr. medicin. internazionale Roma 1894. Vol. 6. (Nicht zugänglich.)

105. Passera, E., La rete vasculare sanguina della membrana coriocapillare dell' uomo. Con tav. ed incis. Ric. fatte nel laborator. di anatom. norm. d. R. Universita di Roma. Vol. V. Fasc. 2. pag. 133—167.

106. Derselbe, Le arteriae recurrentes chorioideae ed i loro rapporti con la rete vascolare sanguigna delle lamina choriocapillaris. Ric. fatte nel laborat. di anatom. normale d. r. universitá di Roma ed in altri laborat. biolog. Vol. VI. pag. 29—37. Roma 1897. (Citiert nach dem Bericht von H. Virchow in Jahresberichte über die Fortschritte der Anat. u. Entwickelungsgesch. von Schwalbe. N. F. Bd. II u. III.)

107. Peltesohn, Congenitale Ectopia lentis hereditaria. Ärztlicher Verein in Hamburg. Deutsche med. Wochenschr. Vereinsbeilage. Jahrg. 23. pag. 107. (Die Linse auf beiden Augen nach rechts oben und vorn verschoben, drängt hier die Iris buckelförmig vor. Der freie Linsenrand zieht schräg durch das Pupillargebiet, von rechts unten nach links oben. Mutter, Tante und Cousine des 39jährigen Patienten haben dieselbe Missbildung).

108. Pfitzner, W., Das Epithel der Conjunctiva. Eine histologische Studie. Zeitschr. f. Biol. N. F. Bd. XVI der ganzen Reihe. Bd. XXXIV. Jubelband zu Ehren von W. Kühne. 1896. pag. 397—431.

109. Rabl, C., Über den Bau und die Entwickelung der Linse. 1. Teil. 4 Taf. u. 14 Fig. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63. H. 3. pag. 496.

110. Derselbe, Über den Bau und Entwickelung der Linse. Teil 2: Die Linse der Reptilien und Vögel. 6 Taf. u. 72 Fig. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 65. H. 2. pag. 257—367.

110a. Derselbe, Teil III. Säugetiere. Ibid. Bd. 67.

111. Raehlmann, E., Über Mikrophthalmus coloboma oculi und Hemimicrosoma. Bibliotheca medica. Abt. C. H. 10. 21 St. 2 Taf. (Linse durch mangelhaftes Wachstum der Gefässanlage des embryonalen Auges an einer Stelle fixiert, wo sie regulär auch ungefähr in der 5.—6. Embryonalwoche sich befindet.)

112. Ranvier, L., Influence histogénétique d'une forme antérieure, à propos de la régénération de la membrane de Descemet. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 126. Nr. 1. pag. 23—26. 1898.

113. Reid, Thomas, Demonstration of the histology of the cornea. Brit. med. Journ. Nr. 1964. (Betrifft die Heilung von Wunden der Cornea.)

114. Remak, R., Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere. Berlin 1855.

115. Retzius, G., Über das Ganglion ciliare. Anat. Anz. Bd. IX. pag. 633—637 mit zwei Abbild.

116. Derselbe, Ganglion ciliare. Biol. Untersuchungen. N. F. Bd. VI. 1894. pag. 37—40. 1 Tafel.

117. Derselbe, Zur Kenntnis vom Bau der Iris. Biol. Untersuch. N. F. Bd. V. 1893. pag. 43—47. Mit 2 Taf.

118. Derselbe, Über den Bau des Glaskörpers und der Zonula Zinnii in dem Auge des Menschen und einiger Tiere. Biolog. Untersuch. N. F. Bd. VI. 1894. pag. 67—87. Mit 2 Tafeln.

119. Reuter, K., Über die Entwickelung der Augenmuskulatur beim Schwein. 2 Taf. Anat. Hefte. Abt. 1. Bd. 9. pag. 365, auch Inaug.-Diss. Göttingen 1897. 21 pag. mit 1 Tafel.

120. Ritter, C., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Linse. Mit 6 Abbild. Arch. f. Augenheilk. Bd. 34. 1897. pag. 187—195.

121. Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte der Linse des Frosches. 1 Taf. Arch. f. Augenheilk. Bd. 38. H. 4. pag. 354—382.

122. Derselbe, Die Linse des Maulwurfs. 3 Fig. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgeschichte. Bd. 53. H. 3. pag. 385—396.

123. Rogman, Contribution à l'étude des anomalies lenticulaires congénitales. Archives d'ophthalm. T. XVI. pag. 617—624.

124. Derselbe, A propos des anomalies lenticulaires congénitales. Arch. d'ophthalm. T. XVI. 1896. pag. 787. Correspondance.

125. Derselbe, Nouvelle contribution à l'étude des anomalies lenticulaires congénitales. Colobomes situés dans une direction différente à la feute foetale. Conclusions générales sur la genèse des colobomes lenticulaires. Arch. d'ophthalm. T. XVII. pag. 427—439. (Kolobome der Linse können entstehen durch Bestehenbleiben von Gefässen, die während der Fötalperiode die Linse umgeben oder auch durch Veränderungen anomaler Art, die den Aufhängeapparat der Linse betreffen, die Zonula ciliaris.)

126. Rolston, John R., Notes on two cases of congenital absence of the right eye (anophthalmos). Lancet, Year 76. Vol. 1. 25. June. pag. 1754.

127. Salzmann, M., Durchschnitt durch das menschliche Auge. Breslau 1899. 2 Taf. in Gr.-Fol. mit Text in 8°. (Nicht erhältlich.)

128. Sattler, K., Über die elastischen Fasern der Sklera, der Lamina cribrosa und des Sehnervenstammes. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1897. Anat. Abt. Supplementband. pag. 335—338.

129. Derselbe, Kurze Mitteilungen über die elastischen Fasern des Sehnerven und seiner Scheiden. Ophthalm. Gesellsch. Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. 23. Ver.-Beil. Nr. 22. pag. 162–163. 1897. (Anordnung.)

130. Derselbe, Über die elastischen Fasern der Sklera. Ber. 25. Vers. ophthalm. Ges. Heidelberg. pag. 127. 1896.

131. Schenk, F. u. Fuss, E., Zur Innervation der Iris. Aus d. physiol. Instit. zu Würzburg. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 62. pag. 494—498.

132. Schmidgall, Hermann, Epicanthus internus congenitus bilateralis cum blepharoptosi. Beitr. z. Kasuistik der kongenitalen Lidanomalien. Med. Korresp.-Bl. d. württemberg. Ärztevereine. Bd. 66. Nr. 43. pag. 337—339. (Nicht zugänglich. Soweit aus Besprechungen zu ersehen, nur klinisch von Interesse.)

133. Schnaas, R., Beitrag zu den kongenitalen Anomalien des Bulbus und seiner Adnexe mit besonderer Berücksichtigung derjenigen der Chorioidea und der Iris. Universitäts-augenklinik Marburg. Inaug.-Diss. 1895. 80 pag. (Statistik von Missbildungen unter 15000 Augenkranken der Marburger Augenklinik betreffend die Conjunctiva, Cornea, Sklera, Tractus uvealis, N. opticus und Retina, Corpus vitreum, Arteria hyaloidea persistens, Lens, Musculi, Bulbus (Mikrophthalmus); speziell werden die Kolobome der Iris und Chorioides behandelt.)

134. Schneider, L., Eine kongenitale Abnormität des Auges. München 1893. 23 pag. Inaug.-Diss. (Bestehenbleiben eines Teiles der Arteria hyaloidea, markhaltige Nervenfasern in grosser Ausdehnung in der Netzhaut, Anomalie der Lamina cribrosa am linken Auge eines 21jährigen Patienten.)

135. Schoebel, E., Zur postembryonalen Entwickelung des Auges der Amphibien. Inaug.-Diss. Leipzig 1890.

136. Schön, Die Funktionskrankheiten der Ova serrata und des Ciliarteiles der Netzhaut. Arch. f. Augenheilk. Bd. XXX. pag. 128—177. (Vergl. auch den Bericht vom vergangenen Jahre.)

137. Schoute, G. J., Vena vorticosa im hinteren Bulbusteile. Arch. f. Ophthalm. Bd. 46. H. 2. pag. 357. 1 Taf. (Es handelt sich um eine bei einem Patienten beobachtete Anomalie, die darin besteht, dass eine Vena vorticosa mit dem Nervus opticus das Auge verlässt, während bis jetzt die Austrittsstellen immer nahe am Äquator gefunden wurden.)

138. Seligmann, S., Die mikroskopischen Untersuchungsmethoden des Auges. Bd. VIII. 248 pag. Berlin, S. Karger. Gr. 8°. (Giebt eine ausführliche Anleitung der gebräuchlichen und erprobten Methoden zur selbständigen mikroskopischen Untersuchung des Auges.)

139. Shearer, Cresswell, On the Nerve Terminations in the Selachian Cornea. 4 Fig. Journ. of Comparat. Neurol. Vol. 8. Nr. 3. 1898. pag. 209–217. (Nicht zugänglich.)

140. Silex, P., Über die centrale Innervation der Augenmuskeln. 1 Taf. Bericht über d. 27. Vers. d. ophthalm. Ges. Heidelberg 1898. Wiesbaden 1899. pag. 84—91. (Nachweis, dass das Hitzigsche Centrum an der Hirnoberfläche Sitz willkürlicher Augenbewegungen ist. Beim Menschen entspricht es einem Teile des Gyrus supramarginalis.)

141. Smirnow, A. E., Zum Baue der Chorioides propria des erwachsenen Menschen (Stratum elasticum supracapillare). 2 Taf. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 47. Abt. 3. pag. 451—462.

142. Stanculeanu et Théohari, État de la glande lacrymale dans larmoiement chronique. Arch d'ophthalm. T. XVIII. pag. 737—747. (Verff. beobachteten pathologische Veränderungen bei langandauerndem Thränen der Gland. lacrym., bestehend in Veränderungen des interstitiellen Gewebes und der Epithelien. Die Angaben über die normale Anatomie der Drüsen sind nicht von Bedeutung.)

143. Steiner, L., Angeborenes Fehlen des rechten Auges etc. Centralbl. f. Augenheilk Jahrg. 20. Nr. 9. pag. 272—274. 1 Fig. (Nicht zugänglich.)

144. Stepanow, Die Nerven der Iris. Dissertation (russisch). Tomsk. 1892. (Nicht zugänglich.)

145. Stephenson, Sydney, Supernumerary caruncula lacrymalis. Ophthalmolog. Rev. Vol. 15. Nr. 171. pag. 8. (Nicht zugänglich.)

146. Strahl, H., Zur Entwickelung des menschlichen Auges. Anat. Anz. Bd. 14. Nr. 11. pag. 297—301.

147. Stutzer, H. G., Über elastisches Gewebe im menschlichen Auge. Arch. f. Ophthalm. Bd. 45. H. 2. pag. 322.

148. Swanzy, Henry R., An Address on some of the congenital Anomalies of the Eye as illustrated in the Transactions of the Society. Brit. med. Journ. Nr. 1922. pag. 1249—1252. 1897.

149. Swenander, Gust., Über die Iris des Schwarzspechtes und des Grünspechtes. Mit Fig. Zool. Anz. Bd. 21. Nr. 559. pag. 333. (Die von Marshall beschriebene Ausbuchtung der Pupille des Schwarzspechtes ist in der That nur ein tiefschwarzer Pigmentfleck der Iris. Die Pupille ist kreisrund und genau centrisch gelegen. Der Pigmentfleck gehört dem vorderen Teil einer dunklen Zone des Irisgewebes an, der die Pupille der Vögel im allgemeinen umgiebt. Er ist so entstanden, dass diese Zone rings um die Pupille reduziert wurde, während sie vorn sich im Gegenteil vergrösserte. Einen Übergang zeigt die Pupille und Iris des Grünspechtes.)

150. Tartuferi, Nouvelle imprégnation métallique de la cornée. Anat. Anz. 1890. Bd. V. pag. 524—526.

151. Terrien, Félix, Recherches sur la structure de la rétine ciliaire et l'origine des fibres de la zonule de Zinn. 10 Fig. Arch. d'Ophthalm. T. 18. Nr. 9. Septembre. pag. 555—580.

152. Terrien, Constance chez l'homme d'un vestige de l'artère hyaloïde dans les premiers mois de l'existence. Arch. d'ophthalm. T. XVII. pag. 675—689.

153. Theodoroff, T., Über die Balgdrüsen (sogenannten Manzschen) in der normalen Conjunctiva des Menschen. Vorläufige Mitteilung. Centralbl. f. Augenheilk. Jahrg. 19. Sept. pag. 257—260. (Citiert nach Lenhossék. Jahresbericht über die Fortschritte der Ophthalmologie.)

154. Tornatola, S., Ricerche embriologiche sull' occhio dei vertebrati. 7 Taf. Atti d. R. Accad. Peloritana, Anno 13. Sep. Messina. Tipografia d'amico. 51 pag. 8°.

155. Derselbe, Origine et nature du corps vitrée. Résumé de la communication faite au XII. congrès international de médicine de Moscou. Révue générale d'ophthalmol. XIV. ann. 1897. pag. 543—547.

156. Derselbe, Ricerche embriologiche sull' occhio dei vertebrati. Atti della R. Accademia Peloritana. Anno XIII. 1898—1899. Messina mit 7 Taf. pag. 87—128.

157. Trantas, A., Double point lacrymal congénital avec canalicule simple. Reccord d'ophthalm. Nr. 7. pag. 388. (Nicht zugänglich.)

158. Truginele, Sul cosi detto muscolo Dilatatore della pupilla nell' uomo e nei mammiferi. Gazetta internazionale di Medicina Pratica. Nr. 1—2. Gennaio Febbraio 1899. (Nicht zugänglich.)

159. Ulry, La nutrition du cristallin. Arch. d'ophthalm. T. XVIII. pag. 145. (Betrifft den Flüssigkeitswechsel im Auge.)

160. Vialleton, L., Sur le muscle dilatateur de la pupille chez l'homme. Arch. Anat. micr. T. I. Fasc. 3. (Im Original nicht zugänglich. Citiert nach Grynfellt.)

161. Virchow, H., Diskussion zum Vortrage v. Koelliker über den Musculus dilatator pupillae. Verhandl. d. 12. Versamml. d. Anat. Gesellschaft in Kiel 1898.

162. Vossius, Beiträge zur Anatomie des Nervus opticus. Arch. f. Ophthalm. Bd. XXIX. pag. 119.

163. Derselbe, Über den intermittierenden Exophthalmus. 1 Taf. Anat. Hefte. Abt. 1. Arb. a. anat. Inst. Bd. 9. pag. 203.
164. Wachtler, G., Ein Fall von beiderseitiger in den Glaskörper vordringender Arterienschlinge. Wiener med. Wochenschr. Jahrg. 46. Nr. 10. 1896. pag. 393—398. (Möglicherweise eine Persistenz der Arteria hyaloidea oder abnorme angeborene Schlängelung der Netzhautgefässe.)
165. Wallace, J., The microscopical Anatomy of the Cristalline Lens. Universal med. Magaz. Philadelphia 1893/94. Vol. 6. pag. 797—803. 1 Pl. (Nicht zugänglich.)
166. De Wecker, L., Das Weinen und Thränen der Neugeborenen. Offenes Sendschreiben an Herrn Prof. Axenfeld in Rostock. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. XXXVIII. Jahrg. Juni 1899. pag. 220—226.
167. Weiss, L. u. Öttinger, W., Zur Ätiologie der angeborenen Missbildungen des Auges. Mitteil. aus d. Augenklinik von L. Weiss. Arch. f. Augenheilk. Bd. 30. 1894. pag. 19—27. (Fall von Coloboma iridis congenitale bei einem Kinde, bei dessen Mutter in der Kindheit eine Iridektomie gemacht worden war. Kann natürlich nicht als Beispiel von Vererbung erworbener Zustände aufgefasst werden.)
168. Weiss, L., Über das Verhalten des Musc. rectus externus und rectus internus bei wachsender Divergenz der Orbita. 3 Abb. im Text u. 3 Taf. Arch. f. Augenheilk. Bd. 29. 1894. Heft 2/3. pag. 298—323.
169. Derselbe, Über das Wachstum des menschlichen Auges und über die Veränderung der Muskelinsertionen am wachsenden Auge. 3 Taf. u. 2 Fig. Anat. Hefte. Abt. 1. Arb. a. anat. Inst. Bd. 8. pag. 191—248. Mit 3 Taf. u. 2 Kurventafeln im Text.
170. Derselbe, Das Wachstum des Auges. Bericht über die 24. Versamml. d. ophthalm. Gesellsch. Heidelberg 1895. Redigiert von Hess u. Zehender. Ausserordentl. Beilageheft zu d. klin. Monatsheften f. Augenheilk. XXXIII. Jahrg. pag. 218—224.
171. Wicherkiewicz, Zur kongenitalen Anomalie der oberen Thränenwege. Atti di XI. congresso medic. internazionale. Roma 1894. Vol. VI. Ottalmolog. (Beschrieben sind: 1. Cilien, die den kurzen medialen, dem Thränensee angrenzenden Teil des freien Lidrandes bedecken. 2. Statt der Thränenpunkte ein 2—2,5 mm messender Schlitz. 3. Doppelte Thränenpunkte und Verdoppelung der Thränenröhrchen. 4. Mangel der Thränenpunkte.)
172. Wilmart, L., Contribution à l'étude de l'appareil moteur et des mouvements physiologiques du globe oculaire humain. 6 Fig. La Clinique, Bruxelles 1898. Nr. 14. 8 pag. (Nicht zugänglich.)
173. Wolff, Gustav, Bemerkungen zum Darwinismus mit einem experimentellen Beitrag zur Physiologie der Entwickelung. Biol. Centralbl. Bd. XIV. Nr. 17. 1894. pag. 609.
174. Derselbe, Entwickelungsphysiologische Studien. 1. Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entwickelungsmechanik d. Organismen. Bd. I. pag. 380—390.

Inhalt.

Bevor wir zur Besprechung der Arbeiten übergehen, ist es vielleicht angebracht ein Wort über die Nomenklatur zu sagen. Nicht über die neue anatomische, sondern über die, die dazu dient uns am Auge zu orientieren, da in dieser Hinsicht zuweilen eine enorme Unordnung herrscht, die oft genug sogar Missverständnisse hervorbringen kann. Die in anatomischen Lehrbüchern allgemein übliche Vergleichung des Bulbus mit der Erdkugel hat sich aufs beste bewährt und schliesst Missverständnisse vollkommen aus; sie müsste nur möglichst allgemein angewendet werden. Wir sprechen von einem vorderen und hinteren Pol des Auges, der allerdings wohl besser als distaler und proximaler zu bezeichnen wäre, damit er für alle Verhältnisse passt. Der Äquator teilt proximale und distale Hälften des Auges ab, Schnitte, die der Äquatorialebene parallel geführt werden nennen wir Äquatorialschnitte, die, die in einem Meridian liegen, meridionale Schnitte; da diese in seltenen Fällen mikroskopisch untersucht werden, auch meridionale Seriensschnitte streng genommen nicht ausgeführt werden können, mag man für Schnitte die also einem Meridian parallel geführt werden, vielleicht den Namen axiale Schnitte einführen, da sie der Achse, die die Pole verbindet, parallel sind, wie man bei anderen rundlichen Organen in ähnlichem Sinne von tangentialen Schnitten spricht. Die Bezeichnung: horizontale oder vertikale axiale Schnitte würden keine Undeutlichkeit zulassen. Ganz unzulässig sind aber die oft sich findenden Benennungen: „radiäre Schnitte", mit denen doch an einer Kugel keine genaue Orientierung ermöglicht werden kann. Auch bei der Iris ist es nicht nötig diesen Namen zu gebrauchen, man kommt mit den genannten

vollkommen aus. Dann wäre es ferner gut, den Schichten des Bulbus gemäss, der davon doch seinen Namen hat, von innen und aussen zu reden, statt von vorn und hinten, das wieder nicht einmal bei der Iris notwendig ist. Der Name „vordere Kammer" wird wohl trotzdem bleiben, ist auch so allgemein, dass er niemals missverstanden werden kann. Aber sonst ist es sicher zweckmässig die genannte Nomenklatur durchweg zu gebrauchen, zumal, da sie wie die lange Anwendung lehrt, sehr bequem ist.

Manchem mag diese Erörterung überflüssig erscheinen, aber wer eine grosse Zahl von augenärztlichen und -anatomischen Schriften zu lesen hat, wird es begreiflich finden, wenn der Wunsch geäussert wird, klare einheitliche Bezeichnungen zu finden, die das Verständnis sehr erleichtern.

Die zahlreichen neuen Untersuchungsmethoden, die dafür bestimmt sind, die elastischen Gewebe präcis zu färben, sind auch auf das Auge mehrfach angewendet worden, und es ist wohl an der Zeit eine Zusammenstellung der damit gewonnenen Resultate zu geben.

Die **elastischen Fasern** der Sklera sind nach den neueren Methoden von Sattler (128—130) und Stutzer (147) genauer untersucht worden.

Im allgemeinen ist zu bemerken, dass der Reichtum an elastischen Elementen ein überraschend grosser ist und dass sie ausserordentlich fein sind. Den Bindegewebsfibrillen verlaufen sie parallel und durchkreuzen sich wie diese „mattenartig". Sie sind in ihrer Verlaufsrichtung meist gestreckt oder leicht wellig geschwungen.

Die einzelnen mit einander verflochtenen Bindegewebsbündel, erster und zweiter Ordnung, sind an der Oberfläche mit elastischen Fasern belegt. Niemals umspinnen diese Fasern die Bündel, sondern laufen ihnen parallel, auch sind sie nie im Innern der Bündel zu finden. Die Durchflechtung und Überkreuzung der gröberen Bündel findet meist unter spitzem Winkel statt, stets ist so der Übergang von einer höheren in eine tiefe Lage (Sattler). An den Insertionsstellen der Augenmuskeln sind sie besonders zahlreich vorhanden. Es ist damit eine nicht uninteressante Ähnlichkeit mit dem Verhalten am Knochen gefunden, wo auch im Periost, an dem Sehnen und Fascien ansetzen, besonders reichliche elastische Fasern zu finden sind[1]).

Dort, wo das feste Gewebe der Lederhaut an lockeres Bindegewebe grenzt, werden die elastischen Fasern gröber und viel stärker wellenförmig, so in dem Bindegewebe der Tenonschen Kapsel, im suprachorioidealen Gewebe, an den Stellen, wo Nerven und Gefässe eintreten u. s. f. Be-

[1]) Schulz, Das elastische Gewebe des Periostes und der Knochen. Anat. Hefte. Bd. VI. H. 1.

sonders zu erwähnen ist noch die Eintrittsstelle der Sehnerven. Das Gewebe der Lamina cribrosa sclerae wird zum grössten Teil von elastischen Fasern gebildet. In überraschend grosser Menge sieht man bei einem Meridionalschnitt der Länge nach getroffene, elastische Fasern ziemlich gestreckt, oder nur wenig wellig in die Balken der Lamina hinein verlaufen, die oft auf grosse Strecken hin zu verfolgen sind. Über den inneren Rand der Lamina cribrosa gehen keine Fasern hinaus. Nur sind sie selbstverständlich in den Vasa centralia zu finden.

Parallel mit den Sehnervenfasern verlaufende Bündel sind niemals zu sehen. An der äusseren Grenze der Lamina sieht man viele längsgetroffene Fasern aus der Sklera in die innersten Lagen der Pialscheide des Sehnerven rechtwinklig abbiegen. Besonders klare Bilder geben Äquatorialschnitte (Flächenschnitte) der Sklera beim Sehnerveneintritt. Dort sind zahlreiche Fasern, die das Skleralloch umkreisen, vorhanden; von ihnen biegen dann die schon erwähnten Fasern ab, um zwischen den Sehnervenfaserbündeln netzförmig zu verlaufen.

Für die in dem Opticus verlaufenden Gefässe wird von diesen Fasern gewissermassen eine besondere elastische Scheide gebildet; sie gehen also nicht in die Adventitia über. Die Gefässe selber verhalten sich ähnlich so wie andere gleichen Kalibers von anderen Körperstellen.

Die schon erwähnten Scheiden des Opticus sind reichlich mit elastischen Fasern ausgestattet. In der Duralscheide wechseln Längs-, Quer- und Schrägschnitte vielfach mit einander ab, entsprechend der starken Durchflechtung der Bindegewebsbündel. Die arachnoidealen Balken werden von feinen nicht sehr zahlreichen elastischen Fasern begleitet, die nur selten dickere Bündel von Bindegewebsfibrillen umspinnen und meist an der Oberfläche gestreckt verlaufen.

Die innerste Lage der Piascheide enthält zahlreiche parallel dem Nerv verlaufende feine Fasern, während die äussere stärkere Lage von cirkulären Fasern gebildet wird.

Der ausserhalb der Sklera liegende Teil des Sehnerven enthält zahlreiche feine elastische Fäserchen, die in den Septen in verschiedensten Richtungen verlaufen.

Die Sattlerschen Angaben werden neuerdings von Kiribuchi (82), der mit der Weigertschen Fuchsinlösung, kombiniert mit einer Nachfärbung mit schwacher Orangelösung, die elastischen Elemente des Auges untersucht hat, in allen Punkten durchaus bestätigt.

In einigen Punkten weicht dagegen Stutzer von der gegebenen Darstellung ab, indem er in dem Sehnerven auch nach dem Durchtritt durch die Sklera feine längsverlaufende Fasern abgebildet und beschrieben

hat. Sollten diese nicht in der Nähe der Gefässe des Sehnerven gelegen sein? (Ref.) Alsdann sagt er, dass ein dem Skleralloch konzentrischer Ring nicht vorhanden zu sein scheint, den Wintersteiner und Sattler an Äquatorialschnitten gesehen haben.

Die Differenz der citierten Angaben mag wohl darin ihren Grund haben, dass die „Radiärschnitte" (gemeint sind Meridionalschnitte) nicht geeignet sind, die am Skleralloch schräg entlang laufenden Fasern ganz klar darzustellen.

Die Hornhaut war schon von Tartuferi (150) in neuerer Zeit mit einer eigenartigen Silberimprägnationsmethode auf elastische Fasern hin untersucht worden. Er fand des innombrables fibrilles elastiques in allen Stellen der Cornea. Sie verlaufen nach seiner Beschreibung wellenförmig, meist parallel angeordnet den Bindegewebsfibrillen. Sie anastomosieren unter einander, und zeigen da, wo sie sich vereinigen oder teilen, jene kleine dreieckige Figur, die man auch bei Teilungen von Nervenfasern so häufig sieht. Die verschiedenen Fasersysteme stehen wahrscheinlich unter einander in Verbindung „finissant de façon à constituer dans leur ensemble une armature élastique de la cornée".

Auch Stutzer hatte in einer vorläufigen Mitteilung das Vorhandensein von elastischen Fasern in der Cornea angenommen. Später stellt er aber bestimmt in Abrede, dass dort mit Orcein färbbare Fasern zu finden seien. Sattler hat demnach in der Cornea keine elastischen Fasern nachweisen können.

Diese im negativen Sinne ausgefallene Entscheidung steht in gewissem Gegensatz zu den Angaben älterer Autoren. Henle beschreibt elastische Fasern in den Hornhäuten grösserer Tiere, die durch Maceration darstellbar waren. Vorsichtiger drückt sich Leber aus, der bei Maceration der Cornea mit Schwefelsäure resistente Fasern gefunden hat, die er für elastische halten konnte.

Nun ist aber in allerneuester Zeit Kiribuchi nach seinen Untersuchungen in der Lage zu erklären, dass doch nach der Weigertschen Methode färbbare elastische Fasern in der Cornea vorhanden seien. In der mittleren Partie sind allerdings keine solche zu finden, aber in den peripherischen Teilen enthält sie ziemlich viele, aber sehr feine elastische Fasern, die zwischen den Bindegewebsbündeln leicht wellenförmig verlaufen. Ihre Verlaufsrichtung ist mehr oder weniger parallel oder auch gekreuzt mit den Bindegewebsbündeln; also ganz ähnliche Angaben, wie sie Tartuferi gemacht hatte. Ihre Dicke ist geringer als die in der Sklera. Kiribuchi macht dann auch die wichtige Angabe, dass die Lamina elastica posterior (Descemeti) sich sehr stark mit Fuchsin färbt, eine An-

gabe, die bisher auffallenderweise noch nicht gemacht worden ist, obgleich diese Thatsache an jedem gelungenen Präparat zu bemerken ist. Weiterhin sagt Kiribuchi in seiner Arbeit, dass das ganze Gewebe der Cornea gewöhnlich einen leichten Farbenton annimmt, der heller ist als der von den elastischen Fasern, aber doch dazu beitragen mag, dass letztere zum Teil schwerer erkannt werden.

Es stehen sich hinsichtlich der elastischen Fasern in der Cornea auch in neuerer Zeit zwei Ansichten gegenüber: Sattler und Stutzer leugnen sie, Tartuferi und Kiribuchi haben sie gesehen, womit sie sich zugleich in Einklang mit den Ergebnissen älterer Untersuchungsmethoden befinden, von denen oben gesprochen wurde.

Dabei ist aber zu bemerken, was einige der neueren Forscher öfter hervorheben, dass der Gehalt der einzelnen Augen an elastischen Fasern bedeutenden Schwankungen unterworfen ist, die zum Teil gewiss vom Alter abhängen. Es wäre sehr interessant, wenn auch einmal spezielle Untersuchungen gerade über diesen Punkt angestellt würden; damit könnten vielleicht die wechselnden Angaben der Autoren endgültig berichtigt werden.

Die Lamina suprachorioidea und die Chorioides ist sehr reich an elastischen Fasern, wie die Untersuchungen von Stutzer beweisen. Eine grosse Menge der dort vorhandenen elastischen Fasern gehören natürlich den Gefässen an, doch sind auch in den Räumen zwischen den Gefässen zahlreiche elastische Fasern, die in den verschiedensten Richtungen ziehen. Sie stehen mit Faserzügen des Ciliarkörpers in Verbindung.

Auch Smirnow (141) hat sich eingehend mit den elastischen Fasern der Chorioides des Menschen beschäftigt und dabei gefunden, dass unter der Lamina basilaris (Bruchsche Membran) ein ganz feines äusserst engmaschiges Netzwerk von elastischen Fasern liegt, das bisher übersehen worden ist. Er nennt diese Schicht Stratum elasticum supracapillare, weil es zwischen der Choriocapillaris und der Lamina basilaris liegt. Er giebt von dieser Schicht Flächen- und Querschnittsbilder, die erstaunlich reichliche Fasermassen eng verwebt zeigen. Mit dem von Sattler beschriebenen Stratum subcapillare, das also zwischen der Choriocapillaris und der Grundsubstanz der Chorioides liegt, zeigt die von Smirnow beschriebene Lage häufige Verbindungen.

Im Corpus ciliare hat Stutzer mehrere Gruppen von elastischen Faseransammlungen unterschieden, gemäss der Anordnung der Fasern. Die erste Gruppe liegt in der Wand des Iriswinkels. Meridional und äquatorial verlaufende Fasern sind zu finden; erstere stammen aus der Wand des Sinus venosus sclerae. Ihre Zahl ist bei verschiedenen Augen sehr wechselnd.

Die zweite Gruppe liegt an der Wurzel der Iris. Sie umgeben die Iris ringförmig als äusserst kräftige Lage.

Die dritte Gruppe befindet sich im intermuskulären Gewebe der Fibrae meridionales des Musculus ciliaris. Sie sind haarlockenartig angeordnet und unterscheiden sich so nicht unerheblich von allen bisher geschilderten Fasern, die gestreckt verlaufen. Mit der verschiedenen Ausbildung dieses Muskels bei den einzelnen Individuen, wechselt auch die Stärke und Anzahl der Fasern dieser Gruppe. In den Fibrae circulares des Ciliarmuskels konnten keine Fasern gefunden werden.

Die vierte und letzte Gruppe verläuft in der Bindegewebsschichte, die den Ciliarmuskel innen begrenzt und von der sich die Ciliarfortsätze erheben. Der Verlauf der Fasern ist im allgemeinen meridional.

Nach hinten hängen diese Fasern mit dem elastischen Netze der Chorioides zusammen. In die Ciliarfortsätze gehen ebenfalls Fasern hinein. Alle Fasern dieser Gruppe sind dick, zahlreich und zeigen weder Anastomosen untereinander, noch Verästelungen.

Die elastischen Fasern der Iris hat Stutzer am albinotischen Kaninchenauge am genauesten untersucht. Er giebt aber auch Einzelheiten über die menschliche Iris an. Beim Kaninchenauge sind viele meridional verlaufende feine gerade Fasern in der Iris zu sehen, die beim Menschen fehlen. Die Gefässwände enthalten reichliche elastische Fasern. Die hintere Begrenzungsmembran (Bruch) giebt deutliche elastische Reaktion. Mitunter ist sie als ein aus Fasern zusammengesetztes elastisches Band zu erkennen, häufig ist aber die Verkittung der Fasern eine so innige, dass die Schicht ganz homogen erscheint. Muskelfasern hat Stutzer nicht gesehen; er steht damit also in direktem Gegensatz zu anderen später zu besprechenden Angaben über den Musculus dilatator pupillae. Er sieht dort nur elastisches Gewebe. Von dort gehen Fasern parallel dem Dickendurchmesser der Iris rechtwinklig abbiegend nach der vorderen Fläche und auch zum Sphincter pupillae, wo sie ein ausserordentlich feines intermuskuläres Netz zu bilden scheinen.

Auch Bajardi (11 u. 12) hat die Iris des elastischen Gewebes wegen untersucht, das, wie er mit Recht betont, für die Erklärung der Bewegung der Iris von Bedeutung sein muss. Sein Material war das Huhn, das Kaninchen, die Ratte, der Mensch.

Die Iris der Vögel ist sehr reich an elastischem Gewebe. Man findet elastische Fasern, die vom Corpus ciliare zur Pupille hin verlaufen, einige, die umbiegend nach der vorderen Oberfläche hin, andere, die nach der hinteren Fläche gehen. Zwischen den Muskelfasern des Dilatator sind viele elastische Fasern, die der Richtung der Muskelfasern folgen. Am Pupillar-

rande sind viele bogenförmige Fasern, ihre Richtung ist annähernd parallel diesem Rande. Fasern, die die ganze Dicke der Iris durchlaufen, finden sich hauptsächlich in der Mitte der Iris, also nicht im Pupillar- oder Ciliargebiet.

Flachschnitte der Iris lehren, dass namentlich in ihrem hinteren Abschnitte ein sehr reiches elastisches Fasernetz gebildet wird, das durch Teilungen oder Anastomosenbildung von Faserbündeln entsteht.

Das Corpus ciliare ist bei den Vögeln so reich an elastischen Elementen, dass man meinen könnte, es bestände nur aus solchen.

Auch bei den Säugetieren findet Bajardi ein sehr dichtes elastisches Gewebe.

Beim Kaninchen fand er viele Fasern, die vom ciliaren Rande der Iris bis zum pupillaren der ganzen Länge nach zu verfolgen waren. Von Strecke zu Strecke geben sie Zweige ab, die sich mit anderen Fasern vereinigen, und so wird ein feines elastisches Netz gebildet, das am allerdichtesten in den hintersten Lagen ist und von da nach der vorderen Oberfläche hin sehr stark an Dichtigkeit abnimmt, so dass dort nur wenige Fasern zu sehen sind. Einige von den Fasern haben Verbindungen mit Gefässen, die meisten sind aber vollständig unabhängig von ihnen, wie ausdrücklich hervorgehoben wird.

Das elastische Gewebe der Iris steht in Verbindung mit dem des Corpus ciliare.

Die Iris des Menschen konnte Bajardi an einem albinotischen Auge untersuchen, und so seine Studien am pigmentierten ergänzen. Er findet eine Lage von radiär verlaufenden Fasern zwischen der Gefässschicht und der hinteren Oberfläche. Zahlreiche dicke Fasern finden sich dort, die von den Fasern des Corpus ciliare ausgehend, die ganze Breite der Iris durchlaufen, und bis zum Sphincter hin zu verfolgen sind. Sie bilden durch Teilung und Anastomosenbildung zahlreiche längliche, radiär gestellte Maschen. Bajardi glaubt, dass sie die Dilatatorwirkung wesentlich unterstützen.

Kiribuchi, der am depigmentierten menschlichen Auge die elastischen Fasern gefärbt hat, findet nicht ganz in Einklang mit genannten Autoren das Irisparenchym sehr arm an solchen Fasern; nur an der Iriswurzel finden sich wenige elastische Fasern, die in Meridionalschnitten quer getroffen wurden. In der Schicht des Sphincter pupillae finden sich einige elastische Fasern, sonst sind sie nur an den Gefässen zu sehen.

Im direkten Gegensatz zu Stutzer sagt er, dass sich die hintere Grenzmembran nur matt bläulich färbt und keine deutliche elastische Reaktion giebt.

Es macht durchaus den Eindruck, als wenn Autoren, die von dem Vorhandensein eines Dilatator überzeugt sind, keine elastische Fasern sehen, ihre Gegner aber dort nur elastisches Gewebe finden. Es ist dies auch ein Zeichen, dass die Methoden doch nicht so absolut klar sind, dass nicht die mit ihnen gewonnenen Bilder verschiedenen Deutungen ausgesetzt sein könnten. Dies mahnt also zu einer gewissen Vorsicht bei der Beurteilung von den Präparaten. Früher, bei der Untersuchung mit Essigsäure oder Kalilauge waren entweder Fasern zu sehen oder nicht, die Entscheidung also sicherer zu machen; die jetzige Unsicherheit hängt mit der Unkenntnis des Chemismus der Färbung zusammen, der gewiss zu bedauern ist, wenn wir auch nicht ausser acht lassen dürfen, dass unsere Kenntnis von der Ausdehnung und Verbreitung des elastischen Gewebes enorm zugenommen hat, dank diesen merkwürdigen Färbungen.

Die Zonula ciliaris, deren elastische Natur schon seit langem vermutet wurde, ist von Agababow (3) mit chemisch und färberisch wirksamen Substanzen auf seine elastische Natur geprüft worden. Zum Vergleich wurde bei jeder Reaktion auch ein Stück Haut des Menschen in derselben Weise behandelt. Als Material dienten Rind und Schweineaugen. Alle die zahlreichen Versuche ergaben, dass die Zonula in naher Beziehung zum elastischen Gewebe steht; ihre Reaktion verhielt sich oft etwas verschieden von der des elastischen Gewebes der Haut, wenn auch die Ähnlichkeit meist unverkennbar war. Aber es wurde auch die Weigertsche Neurogliafärbung auf die Zonulafasern angewendet, und da ergab sich, dass sie sehr deutlich blau gefärbt wurden, also wie Neuroglia reagierten, und so nimmt Agababow an, dass sie eine Art Zwischenglied zwischen elastischen Fasern und Neurogliafasern darstellten. Zu letzterem gehören sie seiner Anschauung nach auch deswegen, weil sie zwischen den Zellen der Pars ciliaris retinae endigen.

So könnten die Zonulafasern also als Neurogliafasern aufgefasst werden, in denen elastische Substanz abgelagert worden ist; man darf sie also nicht histologisch mit den elastischen Fasern in eine Kategorie bringen.

Die Thränendrüsen hat Fumagalli (43) mit Orceïn auf die elastischen Elemente untersucht und dort sehr reichliche Mengen elastischer Fasern gefunden. Schon die Kapsel, die ziemlich dick ist, hat viele parallel der Oberfläche der Drüse verlaufende Fasern. Von dieser zweigen sich zahlreiche Fasern ab, die mit dem begleitenden Bindegewebe Lobi und Lobuli der Drüse abtrennen, und so werden endlich die Acini von einem feinen Netz umgeben, das sich an die Membrana propria dicht anlegt; alle Fasern anastomosieren und sind so durch einander gewirrt, dass es schwierig ist, davon eine Beschreibung zu geben. Auch die Ausführungs-

gänge sind von einem erstaunlich reichen elastischen Fasernetz umspannt, das das ganze einhüllende Bindegewebe durchzieht.

Wenn man so im ganzen die Ergebnisse der Untersuchungen, die hier aufgezählt wurden, überblickt, so muss man sagen, dass sie eigentlich recht wenig befriedigen können. Meist hat man den Eindruck, die Autoren wollten nur einmal sich orientieren, wie die genannten Färbemethoden auf das Auge wirken, selten findet man den Versuch, allgemein bedeutungsvolle Gesichtspunkte damit zu gewinnen. Es wird zwar gesagt, die Untersuchungen hätten grosse Bedeutung für die pathologische Anatomie des Auges, aber damit ist nichts gesagt, wenn man nicht genau weiss, welche. Es sollte sich wohl lohnen vom pathologischen Gesichtspunkt z. B. das elastische Gewebe des Auges am normalen und kranken Organ gründlich durchzuarbeiten und dabei auch, was gewiss besonders interessant wäre, die verschiedenen Lebensalter zu berücksichtigen. Die veränderte Elastizität des Auges spielt sicher bei vielen Zuständen eine Rolle. Auch wäre es wichtig, in mechanischer Hinsicht die Verteilung des elastischen Gewebes im Auge zu erforschen, damit ähnlich, wie es bei den Gefässen geglückt ist, Gründe für sein Vorhandensein oder Fehlen gefunden werden könnten.

In der eben genannten Absicht allein, ohne speziell auf das elastische Gewebe Rücksicht zu nehmen, sind die interessanten mechanisch-physikalischen Versuche von Ischreyt (74, 75) über die Rindersklera angestellt worden. Er prüfte, nachdem er Streifen der **Sklera** ausgeschnitten hatte, diese mit Apparaten, wie sie der Ingenieurwissenschaft zu Gebote stehen, auf ihre Dehnbarkeit und Festigkeit, indem er die Bruchdehnung, das heisst die grösste Dehnung im Augenblicke des Zerreissens und die Bruchbelastung, das Gewicht, das diese Zerreissung bedingt, bestimmte.

Er fand, dass Sklerastreifen aus verschiedener Gegend des Auges grosse Verschiedenheit aufwiesen. Äquatoriale Streifen der Limbusgegend zeigen neben einer grossen Bruchdehnung und grosser Bruchbelastung eine geringe mittlere Dehnbarkeit. „Hintere meridionale Streifen" verhalten sich fast ebenso, äquatoriale Streifen aus der Äquatorgegend zeigen die grösste Bruchdehnung bei geringster Bruchbelastung. Die mittlere Dehnbarkeit ist hier am allergrössten. Die vorderen meridionalen Streifen zeichnen sich durch sehr geringe Bruchdehnung aus. Die Bruchbelastung ist grösser als bei den Äquatorialstreifen, geringer als bei den beiden erstgenannten Streifenarten.

Die innige Verflechtung der Faserbündel in der Limbusgegend ist sicher als Grund ihrer bedeutenden Festigkeit anzusehen. Die übrigen Einzelheiten der physikalischen Eigenschaften sind nicht ohne weiteres in

anatomischen Anordnungen der Fasern zu finden; dass die Stelle der Muskelinsertionen besondere Festigkeit hat, ist leicht verständlich.

Mit dem inneren Begrenzungsblatt der **Cornea** hat sich Ranvier (112), der die Regeneration der Descemetschen Membran am Kaninchen untersucht hat, beschäftigt und gefunden, dass an Wunden, die ihr beigebracht wurden, sich die neue Membran im Anschluss an die Schnittflächen der alten zu bilden anfängt, und allmählich nach dem Centrum der Wunde hin fortschreitet. Wie bei der Regeneration eines Krystalles setzt sich neue Membran an die alte, aber dem Vergleich ist hinzuzufügen, dass die Endothelzellen unbedingt nötig sind zur Bildung der Membran. An der äusseren Fläche dieser Zellen wird sie gewissermassen ausgeschieden, in ähnlicher Weise, wie dies beim Embryo zu beobachten ist.

Die Entwickelung der vorderen Augenkammer ist von Gabriélidés (44) beim Hühnchen und beim Menschen, von Jeannulatos (76) bei den Säugetieren und beim Menschen beobachtet worden. Da ein grosser Teil der Resultate schon bekanntes wiederholt, sei hier statt genauer Berichte nur die Zusammenfassung wiedergegeben.

Gabriélidés schliesst: 1. Das Ligamentum pectinatum iridis persistiert dauernd beim Hühnchen, während es beim Menschen gegen das Ende des fötalen Lebens verschwindet. Die Stelle, die es einnahm, bleibt leer und nimmt Teil an der Bildung der vorderen Kammer, deren Winkel sie darstellt.

2. Das Endothel der Cornea bildet die hintere Wand des Schlemmschen Kanales beim Hühnchen und beim Menschen.

3. Der Ciliarmuskel besteht beim Hühnchen aus zwei Teilen, einem vorderen und einem hinteren. Beim Menschen existiert nur die dem hinteren Teil des Muskels beim Hühnchen entsprechende Partie. Während bei diesem die Fasern am Schlemmschen Kanal ansetzen, inserieren sie beim Menschen am Scheitel des Winkels der vorderen Kammer.

Jeannulatos sagt über das Ligamentum pectinatum, dass es auch bei den Säugetieren dauernd bestehen bleibt, während es beim Menschen vom sechsten Fötalmonat an anfängt zu verschwinden. Damit hängt die starke Verdünnung des basalen, angewachsenen Teiles der Iris zusammen.

Gelegentlich seiner Untersuchungen über die **Chorioides** des Menschen, über die schon zum Teil berichtet wurde, beschreibt Smirnow (140) auch den feineren Bau der Lamina basilaris (Bruchschen Membran). Sie ist, wie schon bekannt, nicht strukturlos. Man kann in ihr einen feinen, faserigen Bau wahrnehmen. Die Teilung in zwei Häutchen, wie frühere Autoren sie beschrieben, ist künstlich, aber die Dichte des Fasergeflechtes in der äusseren und inneren Schicht dieser Membran ist eine

verschiedene; das Geflecht ist umso dichter und seine Zwischenräume sind umso kleiner und abgerundeter, je näher es an die innere Oberfläche der Membran herantritt. Die Fäserchen sind schwach, lichtbrechend und blass, und können nicht durch Orcein gefärbt werden. Die Einwirkung von Kalk und Barytwasser, sowie von zehnprozentiger Kochsalzlösung lässt die Fasern deutlich hervortreten.

Die Gefässverhältnisse der Chorioides hat Passera (105, 106) durch Injektion untersucht und abgebildet. Die Kapillarnetze der Chorioides des Menschen sind am hinteren Pol sehr dicht, bei Annäherung an die Gegend der Ora serrata werden die Maschen bedeutend weiter, und strecken sich dabei in bestimmten Richtungen. Der Schwerpunkt der Arbeit liegt in ausgezeichneten Abbildungen, sodass nichts von den Einzelheiten hier gegeben werden kann. In einer zweiten ebenso schön durch Abbildungen erläuterten Arbeit beschäftigt sich der Autor mit den Arteriae recurrentes chorioideae. Ihr Gebiet, bis in die Gegend der Venensammelstellen zurückreichend, ist durch eine wellenförmige Linie von dem der von hinten kommenden Chorioidealarterien (Aa. ciliares posteriores breves) geschieden, indem bald die einen etwas nach hinten, die anderen etwas nach vorn hinübergreifen. Auch der vordere Abschnitt des Netzes der Choriocapillaris erfährt bei dieser Gelegenheit eine genauere Schilderung, und es wird von ihm hervorgehoben, dass durch die Arterien das Kapillargebiet in Abschnitte geschieden ist, welche nicht an der Innenseite der Arterien zusammenhängen, ein Verhalten, das sich gegenüber anderen Gefässstämmen der Chorioides nicht findet.

Drüsen im **Ciliarkörper** des Menschen hatte 1891 Collins (30, 31) beschrieben und Buchanan (23) unterzieht sie nochmaliger Untersuchung. In der „Pars plicata" und der „Pars non plicata" findet er birn- und keulenförmige Einstülpungen, die meist einfach, mitunter aber auch verästelt sind. Ihr Epithel ist einfach und tiefschwarz pigmentiert. Von Faltenbildungen sollen sie sicher zu unterscheiden sein, auch schon wegen ihrer engen Mündung. Bei akuten Entzündungen der Chorioides vergrössern sie sich, werden gewunden und bekommen ein weiteres Lumen. Buchanan hält es für sehr wahrscheinlich, dass sie bei der Sekretion von Humor aqueus beteiligt sind.

Ihre Verteilung ist so, dass die in der Nähe der Ciliarfalten liegenden spärlicher und grösser sind, während die am Orbiculus ciliaris liegenden zahlreicher aber kleiner sind. Im ganzen Auge mögen ungefähr 10000 Stück vorhanden sein.

Die Nerven des Ciliarkörpers sind von Agababow (2) an weissen Kaninchen, Ratten, albinotischen Katzen und am Menschen angestellt und

nach der Golgischen und Ehrlichschen Methode dargestellt worden. Es gelang ihm, folgende Arten von Nervenendigungen zu finden:

1. auf der äusseren Oberfläche des Ciliarkörpers,
2. zwischen den Muskelbündeln in den bindegewebigen Zwischenräumen, d. h. in den Schlingen des Musculus ciliaris,
3. nach innen von dem Musculus ciliaris in einem Streifchen des Bindegewebes, das zur Grundlage der Ciliarfortsätze dient,
4. im Musculus ciliaris,
5. in den Gefässen.

ad 1. Die Endigungen sind in Gestalt eines äusserst feinen Endnetzes zu finden, das aus feinsten varikösen Nervenfasern besteht. Es liegt in der Lamina suprachorioidea.

ad 2. In dem Bindegewebe zwischen den glatten Muskelfasern des Ciliarmuskels liegen Endbäumchen, die aus dicken varikösen Fasern bestehen, die höchst wahrscheinlich sensibler Natur sind, also von der Kontraktion oder Erschlaffung des Muskels Kunde geben können.

ad 4. Die Nerven gelangen bis zu den Muskelzellen, lösen sich in feine Fädchen auf, die über der Muskelzelle selbst sich an deren Konturen fest anlegend nach verschiedenen Richtungen hin verlaufen. Wo Fasern einander begegnen, sind sie durch eine kleine Varikosität mit einander verbunden; so wird jede Muskelfaser von einem Nervennetz umsponnen, das aber nicht etwa vollständig ist, sondern durch Anastomosen mit benachbarten Netzen zusammenhängt.

ad 5. Genau das gleiche Verhältnis der Muskeln zu den Nerven wurde bei den Gefässen konstatiert.

Ganglienzellen sind sowohl in dem Corpus ciliare wie in der Chorioides zu sehen. In letzterer sind sie zahlreicher. Sie liegen alle ausschliesslich an den Gefässen. Ihre Gestalt ist birnförmig und unregelmässig gerundet.

Auch Melkirch (97) hat bei Vögeln ausser den motorischen Endplatten an der quergestreiften Muskulatur, zwischen ihnen Endapparate gefunden, die er für sensible hält.

Das in der Suprachorioidea gelegene Nervennetz konnte er auch bei sonst ausgezeichnet gelungenen vollständigen Methylenblaufärbungen nicht auffinden. Vielleicht fehlt es bei den Vögeln.

Ganglienzellen sind im Ciliarkörper der Vögel vorhanden.

Bietti (20), der die Golgische Methode benutzt hat, findet 1. baumförmige Verästelungen mit freien Endigungen, 2. ein nervöses Netz, das das ganze Corpus ciliare durchzieht, 3. einen cirkulären Plexus an der Grenze von Chorioides und Corpus ciliare.

Über die physiologische Deutung wagt er keine bestimmten Entscheidungen zu treffen.

Die Frage der Nervenendigungen nach nervösen Centren und in der **Iris** ist in neuerer Zeit mehrfach untersucht worden. Agababow (2) und Andogsky (6) haben an Säugetieren, Melkirch an Vögeln ihre Untersuchungen mit neueren Methoden angestellt. Zum Teil sind die Resultate schon in dem Referat über sensible Nervenendigungen[1]) mitgeteilt worden, ohne dass auf die speziellen Verhältnisse bei der Iris Rücksicht genommen wurde. Neu dagegen sind die Angaben von Andogsky, der mit der vitalen Methylenblaufärbung seine Forschungen machte. Er arbeitete an der Iris des albinotischen Kaninchenauges.

Die Nerven treten in Form einzelner radiärer Bündel in die Iris ein. Sofort nach ihrem Eintreten verlieren sie ihre radiäre Richtung, wenden sich parallel dem Ciliarrande um und anastomosieren vielfach miteinander. Von dort aus senden sie wieder radiäre Fasern vor, die wieder miteinander anastomosieren, sodass verschiedene Reihen von Arkaden feiner werdender Nervenbündel zu beobachten sind. Bei genauerem Studium gelingt es, folgende verschiedene Nerven in der Iris zu finden:

1. Die genannten Hauptnervenbündel.

2. Nach vorn von den Hauptbündeln ein ganz feines Nervennetz, das Maschen verschiedener Grössen besitzt, in das Zellen eingelagert sind, über die noch zu berichten ist.

Der Funktion nach wird 1. ein feines Nervennetz unterschieden, das sich auf der vorderen Oberfläche verästelt und als sensibel zu betrachten ist; 2. motorische Fasern für die Muskulatur der Iris; 3. ein System von vasomotorischen Nerven, das für die Irisgefässe bestimmt ist.

Ganglienzellen in der Iris sind von manchen Forschern, z. B. Agababow, absolut geleugnet worden, während viele ältere Untersucher die Anwesenheit von Ganglienzellen behaupteten.

Andogsky leugnet das Vorkommen von Nervenzellen in der Iris vollständig und hält alle Zellen für Gebilde der Scheiden des Nerven. Dagegen hat er in den Ciliarfortsätzen in einem oberflächlich gelegenen Netz unzweifelhafte bipolare und multipolare Nervenzellen gefunden.

Melkirch, der bei Vögeln dieselbe Frage untersucht hat, findet nicht nur im Ciliarkörper, sondern auch in der Iris vereinzelte Ganglienzellen in den Verlauf dünner Nervenstämmchen eingeschaltet; er glaubt mit Geberg (45), dass sie zu den vasomotorischen Nerven gehören.

---

[1]) Kallius, Endigungen sensibler Nerven bei Wirbeltieren. Ergebnisse, Bd. V. pag. 75 u. 76.

Retzius (117) hat auf Ganglienzellen hin die Iris des Menschen, des Kaninchens, des Hundes, der Katze, des Schafes und des Schweines durchsucht und niemals welche gefunden.

Für die Säugetiere scheint also das Fehlen von Ganglienzellen in der Iris grösstenteils angenommen zu werden[1]).

Bei den Vögeln können sehr wohl Ganglienzellen trotzdem vorkommen, wie man sich überhaupt, namentlich beim Auge hüten muss, Befunde einer Art auf die andere zu übertragen.

Die sensiblen Endapparate, die Melkirch in der Vogeliris gefunden hat, gehören zum Typus der im Bindegewebe frei endigenden Nervenfasern. An der inneren Oberfläche der Iris liegt ein äusserst feinmaschiger Endplexus, der keine Anastomosen von Fasern hat, sondern nur reichliche Überkreuzungen. Über die Art des eigentlichen Endes der Fasern wird nichts Näheres ausgesagt. In der Masse der Iris nahe der Muskulatur liegt ein zweiter Endapparat, an dem deutliche Endbäumchen mit terminalen Anschwellungen und knolligen Verdickungen im Verlauf der Fasern zu finden sind. Melkirch meint, dass diese sensiblen Fasern bei Kontraktionen der Muskulatur gereizt würden (vergl. Agababow, Ciliarkörper).

Dieser ausserordentliche Reichtum der Iris an Nervenenden ist immerhin auffallend, da bewusste sensible Empfindungen von der Iris aus doch kaum ausgelöst werden.

Mit der Erwähnung der motorischen Nerven der Iris wurde auch der Muskulatur der Iris gedacht, die in neuester Zeit wieder mehrfach eingehend untersucht wurde.

Der Streit über den Dilatator pupillae, der vor annähernd 30 Jahren mit Heftigkeit geführt wurde, ist in jüngster Zeit von neuem entbrannt. Aber jetzt scheint es so, als wenn er zu einem gewissen Abschluss kommen sollte, um denen Recht zu geben, die für seine Existenz eingetreten sind.

Koelliker (85) zeigte auf der Anatomenversammlung in Kiel im Jahre 1898 Präparate vom Dilatator und seine kurzen Bemerkungen wurden von H. Virchow (162) dahin ergänzt, dass er beim Seehund und der Fischotter (Präparate von Dostojevsky) ganz besonders deutlich vorhanden sein soll. Wenn alle Tiere solchen Dilatator hätten, dann hätte ein Streit überhaupt nicht entstehen können.

Grunert (51, 52) hat am Menschen sorgfältige Untersuchungen über jenen Muskel angestellt. Bei ihm findet sich auch eine klare Übersicht

---

[1]) Nur Agababow macht gelegentlich seiner Untersuchungen über den Ciliarkörper die kurze Bemerkung, dass auch in der Iris spärliche Ganglienzellen vorkämen (Kaninchen).

über die ältere Litteratur, auf die jeder verwiesen sei, der sich über die Geschichte dieser interessanten Frage orientieren will.

Auf Grunerts Angaben komme ich sogleich zurück.

Retzius (117) hat die Iris vom Menschen, Kaninchen, Hunde, Schafe, Rinde und von der Katze untersucht, sagt aber selbst, dass er nur unabgeschlossene Untersuchungen veröffentliche. Mit der „hinteren Begrenzungshaut" hat er sich eingehend beschäftigt, und er giebt sehr gute Abbildungen von ihr an meridionalen und äquatorialen Schnitten. Er sah an der nach aussen vom Pigment liegenden Schicht fibrilläre Struktur und bündelweise Anordnung. Um nun die Frage, ob dies Muskelfasern sind, zu entscheiden, versuchte er die Nerven der Schicht darzustellen. Beim Menschen schlugen alle Versuche fehl. Dagegen fand er beim albinotischen Kaninchen zahlreiche Nervenfasern die Bündel umspinnen, was, wie er meint, sehr zu Gunsten ihrer muskulären Natur spricht. Er sagt dann zusammenfassend: „Die beim Kaninchen geschilderten Verhältnisse sind also im ganzen derart, dass sie mir eher für als gegen eine muskuläre Natur der fibrillären Bündel zu sprechen scheinen, obwohl die Frage noch als offen und unentschieden betrachtet werden muss. Jedenfalls sind aber die fraglichen kontraktilen Elemente von gewöhnlichen glatten Muskelfasern in mehrerer Hinsicht verschieden und histologisch nicht leicht verständlich."

Grunert hat die normale menschliche Iris an sorgfältig depigmentierten Augen untersucht. Als Konservierungsflüssigkeit benutzte er Müllersche Flüssigkeit, Formalin und Sublimat. Er giebt Zeichnungen und Mikrophotographien von seinen Präparaten.

An Meridionalschnitten fällt zwischen dem hinteren Epithel und dem Stroma der Iris eine Spindelzellenschicht auf, deren einzelne Elemente einen stäbchenförmigen Kern besitzen. Sie sind radiär angeordnet und nicht immer von gleicher Dicke. Am ciliaren Rande ist die Schicht dicker als nach dem pupillaren hin. An letzterem liegen selten mehr als zwei Zellenlagen, während am ciliaren Rande drei bis fünf zu finden sind. Sie unterscheiden sich in nichts von den sonstigen glatten Muskeln des Körpers, denn dass sie, wie es meist ist, pigmentiert sind, spricht sicher nicht gegen ihre muskuläre Natur.

Gegen das Stroma hin ist diese Schicht nicht durch eine Zwischenschicht abgegrenzt, wenigstens nicht bei enger Pupille, wenn die Iris ihre grösste oder annähernd grösste Länge hat.

Der Ursprung des Dilatator liegt natürlich nach dem Ciliarkörper hin, und Grunert weist nach, dass er von dem Bindegewebe des Corpus ciliare entspringt. Sein Ansatz liegt am Pupillarrande, wo seine Fasern mit denen des Sphincter zusammenstossen.

Grunert nimmt also an, dass der Dilatator pupillae eine ununterbrochene Muskellage ist, die zwischen dem Stroma und dem hinteren Epithel der Iris gelegen ist und vom Ciliarkörper bis zum Pupillarrande reicht.

Flächenschnitte zeigen dann auch, dass am Ciliarteil des Muskels eine grosse Zahl von Fasern bogenförmig umbiegt und unter Arkadenbildung sich zu einer Ringmuskelpartie zusammenschliesst.

Eine Verwechselung mit cirkulären Ciliarmuskelfasern soll deswegen ausgeschlossen sein, weil zwischen diesen Muskeln ein deutlicher Zwischenraum besteht.

Endlich hat auch spezifische Färbung ergeben, dass die Dilatatorfasern sich genau so verhalten, wie andere Muskelfasern.

Das hintere Epithel der Iris wechselt seine Form bei den Kontraktionszuständen der Iris.

Bald sehen wir das Epithel abgeplattet, bald zu hohen Zellformen unregelmässig sich zusammendrängen, sich sogar überragen, sodass auf eine mehrfache Kernreihe geschlossen werden könnte.

Erst am Ciliarkörper tritt zweischichtiges Epithel auf, an dem die äussere Lage stark pigmentiert ist, wie allgemein bekannt.

Grunert geht dann auf die gewiss bedeutsame Frage ein, wo das äussere Blatt der sekundären Augenblase in der Iris geblieben ist.

Bekanntlich hatte Schwalbe gesagt: „Ich kann in der Dilatatorschicht nichts weiter sehen, als die hintere Grenzmembran in Verbindung mit Teilen der Pars retinalis iridis . . . . . und in den spindelförmigen pigmentierten Zellen, die so innig mit der Grenzmembran verklebt sind, die Fortsetzung des äusseren Blattes der sekundären Augenblase."

Grunert sagt: Der Dilatator kann dieses äussere Blatt nicht sein, denn er geht geradlinig in das Bindegewebe des Ciliarkörpers über, während er, wenn Schwalbe recht hätte, doch in Beziehung zum Epithel des Ciliarkörpers treten müsste, und in diesem Epithel sind niemals Spindelzellen zu finden.

Im Laufe der Entwickelung, meint er weiter, geht die beim Embryo und auch beim Neugeborenen mitunter zu beobachtende äussere Schicht der Augenblase im Bereich der Iris verloren; aber beim Erwachsenen sieht man doch hin und wieder Überreste dieser Schicht in platten Zellen, die vereinzelt oder gruppenweise zwischen dem Dilatator und dem Pigmentepithel der Iris liegen.

Wir werden gleich Gelegenheit haben, auf diese prinzipiell wichtige Frage bei der Arbeit von Grynfeltt zurückzukommen.

Vorher ist aber noch weiter die Dilatatorfrage beim Erwachsenen zu verfolgen.

Die ursprüngliche Vorstellung von dem Dilatator war die, dass im Gewebe des Stroma der Iris Muskelfasern radiär angeordnet diese Funktion hätten.

Grunert hat die Litteraturangaben über diese Frage übersichtlich zusammengestellt.

Nach seinen eigenen Untersuchungen fanden sich im Irisstroma des Menschen nur spärliche glatte Muskelfasern in der Muscularis der grösseren Gefässe, die cirkulär verlaufen.

Beide Autoren glauben ebensowenig an einen innerhalb der Irisstroma gelegenen Dilatator, wie anch Gabriélidés, der neuerdings nochmals diese Frage geprüft hat; letzterer Autor sah nur den Dilatator an der hinteren Grenze der Iris, beschreibt sein Verhalten aber bei weitem nicht so genau wie Grunert.

Damit ist durchaus nicht gesagt, dass bei Tieren, wie auch Koelliker neuerdings betont hat, dennoch derartige Dilatatorfasern vorkommen können; also wieder eine Warnung vor Verallgemeinerung von einzelnen Befunden,

Ebenso urteilt Retzius.

In der Pupillargegend jedoch konnte Grunert vom Sphincter pupillae aus radiär verlaufende Fasern finden, wie sie von früheren Autoren gesehen waren. Sie ziehen vom Sphincter zum Dilatator, wie dies Merkel zuerst erkannt hatte. Grunert zählt diese Bündel zum Sphincter, weil sie sich zugleich mit diesem Muskel kontrahieren.

Diese und andere Fragen entschied Grunert durch die Untersuchung der Iris im ausgedehnten und kontrahierten Zustand.

Bei kontrahiertem Sphincter sah er ein „Ectropium iridis"; es kommen dabei Teile der Iris in das Pupillargebiet, die bei weiter Pupille nicht darin liegen. Dies wird durch die erwähnten ausstrahlenden Sphincterfasern bewirkt.

Bei Mydriasis hat Grunert eine eigentümliche Veränderung des Dilatator beobachtet; dem Irisepithel angelegt sind die Kerne der Muskelfasern zu sehen, während nach dem Stroma der Iris zu streifiges Protoplasma eine deutlich abgrenzbare Schicht bildet, und er glaubt, dass diese Schicht die Bruchsche Membran ist, die als Grenzschicht zwischen Dilatator und Stroma unter anderem von Grünhagen, Schwalbe etc. beschrieben wurde.

Diese eigentümliche Erscheinung wird von Grunert so erklärt, dass vielleicht bei der Kontraktion der Muskelfasern der Kern etwas zur Seite

gedrängt wird, und zwar deswegen nach dem Epithel zu, weil dort wegen der lockeren Verbindung der Muskelfasern mit dem Epithel der geringste Widerstand ist. Grunert giebt diese Erklärung unter gewissem Vorbehalt, weil unsere Kenntnis von den Kontraktionszuständen der glatten Muskulatur in situ durchaus mangelhaft ist.

Die letztgenannten Beobachtungen sind an Kaninchenaugen gemacht worden, die mit Eserin oder Atropin behandelt waren.

Von den weiteren physiologischen Experimenten und theoretischen Erörterungen sei nur das Ergebnis erwähnt, dass dem Dilatator iridis zugleich die Funktion der Vasomotoren zufällt, da die Gefässe der Iris nur sehr mangelhaft entwickelte Muskulatur haben.

Gabriélidés (44) hat dann auch noch beim Hühnchen die Iris in verschiedenen Entwickelungsstadien untersucht, und findet an derselben Stelle wie beim Menschen einen feinfaserigen Musculus dilatator, ausserdem aber noch radiäre Muskelbündel, die schräg durch das Stroma der Iris ziehen, also dem beim Menschen vergeblich gesuchten Dilatator im Stroma entsprechen würden. Beide Arten von Muskelfasern sind quergestreift, wie wir schon von den Untersuchungen von H. Müller und Koelliker her wissen.

Sehr ausgedehnte und sorgfältige Untersuchungen hat Grynfeltt (53, 54, 55) an verschiedensten Säugetieren, vor allem am albinotischen Kaninchen, angestellt.

Zunächst giebt er in klarer und übersichtlicher Darstellung einen erschöpfenden Bericht über die reichliche Litteratur dieses Themas. Dann beschreibt er den Dilatator beim albinotischen Kaninchen, und in derselben Gestalt auch am depigmentierten Auge des gewöhnlichen Kaninchens.

Die Ausdehnung des Muskels ist folgende. Sein äusseres Ende liegt an dem Winkel, der durch die Processus ciliares und die hintere Fläche der Iris gebildet wird. Arkadenbildungen, wie sie Grunert (s. o.) beschrieben hat, kann Grynfeltt nicht finden, weder beim Kaninchen, noch bei den anderen Säugetieren. Der Muskel hört nach ihm immer da auf, wo das hintere Epithel der Iris in das Epithel der Processus ciliares übergeht. Einen Zusammenhang mit dem Musculus ciliaris hat er niemals sehen können.

Das pupillare Ende ist immer in gewisser Entfernung vom freien Rande der Pupille. Der Muskel bleibt immer dicht an der hintersten Fläche des Stroma der Iris, in Beziehung zu dem Epithel, das er nie verlässt. Vialleton (161) hat genauer den Dilatator beim Menschen beschrieben. Irgendwelche Beziehungen zum Musculus sphincter bestehen nicht, wie ausdrücklich im Gegensatz zu anderen Autoren (Grunert)

angegeben wird, weder bindegewebige noch muskulöse. Sein pupillares Ende geht in diejenige Epithelialschicht der Iris über, die als Reste des äusseren Blattes der embryonalen Augenblase zu bezeichnen ist (cf. Grunert).

Zwischen diesen beiden Enden breitet sich nun der Muskel als eine zusammenhängende Schicht aus, die den Konturen der Iris durchaus folgt. Aber die dem Stroma zugewendete Fläche zeigt häufig kleine Falten und Zacken auf Querschnitten der Iris, die nicht Faltenbildungen des ganzen Organes angehören, sondern der Muskelschicht eigentümlich als Plis musculaires bezeichnet werden, und als „radiäre" Verstärkungsbündel des Muskels aufgefasst werden sollen.

Alle zahlreichen Färbeversuche, die Grynfeltt angestellt hat, beweisen die Thatsache zur Evidenz, dass die Dilatatorschicht dieselbe Reaktion giebt wie glatte Muskulatur; daran kann nicht gut irgend jemand noch zweifeln, nachdem alle neueren Untersucher, die diese Frage genau geprüft haben, darin übereinstimmen.

Man bemerkt ferner in dieser Schicht eine feine radiäre Streifung, aber man kann nirgends bestimmte Zellterritorien abgrenzen. Längliche Kerne sind deutlich zu erkennen, sie liegen alle, was auffallend und sehr wichtig ist, nicht in der Mitte der Schicht, nicht wie sonst bei glatten Muskelfasern in der Mitte der Zelle, sondern ganz am Rande, nach dem hinteren Epithel der Iris zu. Wenn einige doch in der Mitte der Schicht zu liegen scheinen, so kann das durch Schiefschnitte erklärt werden. Auch Grunert hat auf die seitliche Lage der Kerne bei kontrahiertem Muskel hingewiesen (s. o.), stellt aber nicht so präcis die permanente Lage der Kerne an dieser von Grynfeltt beschriebenen Stelle hin. Auch in den eben genannten Muskelfasern liegen die Kerne genau so, und diese erweisen sich also als richtige Duplikaturen der Schicht.

Die länglichen Kerne sind immer radiär gestellt. Ihre Länge ist wohl nicht ganz so bedeutend wie bei gewöhnlichen Muskelfasern.

Jedoch die schon oben erwähnte Thatsache, dass einzelne Zellen nicht deutlich umgrenzt erkannt wurden, hat die Aufmerksamkeit von Grynfeltt in besonderem Masse auf sich gezogen. Diese Thatsache ist so auffallend, dass Vialleton in seiner Beschreibung gesagt hat, der Dilatator sei zusammengesetzt aus kontraktilen Fibrillen und Kernen. Niemals ist es ihm gelungen, weder durch elektive Färbung, noch durch Maceration einzelne Zellen deutlich isoliert zu erhalten, er bekam immer nur eine zusammenhängende Membran, an deren einen Seite die Kerne lagen; Grynfeltt möchte deswegen für den Muskel die Bezeichnung vorschlagen Membrana dilatatrix pupillae. Es besteht der Muskel also ganz sicher nicht, wie Koelliker gemeint hat, aus einzelnen radiären Bündeln.

An einer grossen Anzahl von Säugetieren hat dann Grynfeltt weiterhin den Muskel untersucht, und immer prinzipiell die gleichen Thatsachen gefunden. Er hat sich nie davon überzeugen können, wie Prugiule noch neuerdings behauptet hat, dass die besagte Schicht elastische Reaktion giebt (vergl. die Angaben von Stutzer). Auch aus mechanischen Gründen kann er sich durchaus nicht mit dieser Ansicht einverstanden erklären. Vor allem ist ihm aber auch die Entwickelungsgeschichte von Bedeutung, auf die wir sogleich einzugehen haben.

Grynfeltt hat 35 Tierspecies auf den Dilatator hin untersucht aus folgenden Klassen: Primaten, Lemuriden, Carnivoren, Chiropteren, Insectivoren, Nagern, Artiodactylern, Perissodactylern und Cetaceen, und in einer Tabelle die Masse der Dicke des Dilatator, des Stroma der Iris und des Verhältnisses zwischen Länge des Meridionalschnittes der Iris und Breite des Musculus sphincter zusammengestellt. Daraus ergiebt sich, um nur weniges aus der Fülle von Einzelheiten herauszugreifen, dass innerhalb derselben Klasse sehr grosse Verschiedenheiten in der Ausbildung der Muskulatur vorkommen können, wobei jedoch zu bemerken ist, dass ein gewisses Abhängigkeitsverhältnis zwischen Sphincter und Dilatator häufig nicht zu verkennen ist: Die Dicke des Dilatator ist bedeutend bei breitem und er ist dünn bei schmalem Sphincter.

Den dicksten Dilatator haben unter den Carnivoren: Vulpes vulgaris 20 μ, Felis domestica, 18 μ, Canis domest. 13 μ. Ihr Sphincter verhält sich zur Breite der Iris wie 1 : 2. Beim Menschen ist die Dicke des Dilatator 2 μ, und jenes Verhältnis wie 1 : 5.

Wir gehen nun auf die höchst interessanten Ergebnisse der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen ein. Vialleton hatte bei seinen erwähnten Untersuchungen den Eindruck, dass der Muskel möglicherweise epithelialen Ursprungs sein könnte, wie die bekannten Muskeln in den Schweissdrüsen. Grynfeltts Beobachtungen haben dies bestätigt.

Embryonale Stadien vom Kaninchen zeigen weder etwas vom Musculus sphincter, noch vom Dilatator. Erst bei neugeborenen Tieren hat die Untersuchung einzusetzen. Beim Kaninchen, dem albinotischen und gewöhnlichen, und bei der Katze wurden sie durchgeführt, immer mit dem nämlichen Ergebnis.

Bei einem vierzehn Tage alten Kaninchen besteht die hintere Begrenzung der Iris aus einer deutlich in zwei Epithelzellenreihen zu trennenden Schicht und ist gegen das Stroma hin durch eine gerade verlaufende Linie scharf abgegrenzt, die genau das Ansehen einer Basalmembran hat. Sie setzt sich fort in die Membrana limitans interna retinae.

Beide genannten Zelllagen bestehen aus kubischen Zellen; die hinteren (inneren) sind hell und haben einen grossen rundlichen Kern. Die Zellen der vorderen (äusseren) Schicht zeigen eine deutliche polare Differenzierung. Die Seite der Zellen, die der zuerst beschriebenen anliegt, ist hell, während die andere Seite, die also dem Irisstroma anliegt, granuliert erscheint, kompaktes Protoplasma besitzt und schon an einzelnen Stellen eine Art fibrillärer Struktur erkennen lässt. Die Grenze zwischen den beiden Abteilungen der Zellen ist nicht scharf. Der Kern liegt da, wo beide Schichten der Zellen zusammenstossen, er bekommt bald eine elliptische Gestalt, seine grosse Achse ist radiär gestellt und sein Chromatingerüst ist viel reicher als das der hinteren Zelllage. Bei genauerer Untersuchung stellt sich nun die höchst bemerkenswerte Thatsache heraus, dass der granulierte Anteil des Protoplasma genau dieselben färberischen Reaktionen zeigt, wie der Dilatator selbst, also wie die Substanz glatter Muskeln. Die Zellschicht, die die geschilderten Besonderheiten zeigt, nennt Grynfeltt lame myogène, denn er hat nun nachgewiesen, dass aus der Schicht der Dilatator wird, indem die äusseren Partien der Zelle immer deutlicher die Farbe der Muskeln und eine fibrilläre Streifung erkennen lassen, zugleich die Zellgrenzen verschwinden, sodass die Membrana dilatatrix zu stande kommt. Die Kerne werden dann nahe an die innere Zelllage hingedrängt; die scharf abgrenzbare Basalmembran gegen das Stroma der Iris hin verschwindet, es treten die Zähnelungen, die beim Erwachsenen an dieser Stelle sind, auf, und es lässt sich Schritt für Schritt die Entstehung des Muskels als eines epithelialen verfolgen, um so leichter, als die Schicht gewöhnlich auf einem Schnitt an verschiedenen Stellen verschiedene Grade der Entwickelung zeigt, da der pupillare Teil sich langsamer entwickelt als der ciliare.

Interessant ist auch beim pigmentierten Auge die Entwickelung insofern, als in der hinteren Lage von Zellen, die ja als inneres Blatt der Augenblase zunächst unpigmentiert ist, allmählich Pigment die ganze Dicke der Zellen einnimmt, während es aus den äusseren Teilen der myogenen Schicht mehr oder weniger verschwindet. Es ist nicht unmöglich, dass Pigment aus den äusseren Zellen in die inneren Zellen herüber transportiert wird.

Nach Grynfeltt ginge also nicht die äussere Schicht der Augenblase, wie Grunert meint, verloren, sondern diese bekommt im Gegenteil eine besonders wichtige Aufgabe: **die Bildung des Dilatator.** So wird die Angabe von Schwalbe, der an ein Bestehenbleiben der äusseren Lage der Augenblase glaubte, wie oben

erwähnt wurde, durch diese Untersuchungen aufs beste bestätigt, wenn auch in ganz anderem Sinne und bedeutend erweitert.

Es scheint, als wenn diese Angaben von Grynfeltt die vielen Schwierigkeiten in der Dilatatorfrage ausserordentlich erleichterten, ja eigentlich mit einem Schlage aus dem Wege räumten. Hoffentlich ist damit ein gewisser Abschluss auf diesem Gebiete erreicht.

Auf die prinzipiell wichtige und allgemeine Bedeutung des geschilderten Entwickelungsganges braucht kaum noch eingegangen zu werden.

Unsere Kenntnisse von dem Bau der zum distalen Teil der Tunica vasculosa oculi tretenden Nerven, der Ciliarnerven suchen die Arbeiten von Gutmann (56) und Hahn zu erweitern. Gutmann hatte sich die Aufgabe gestellt, eine genaue Beschreibung der Gestalt der Nerven in ihrem Verlauf zwischen Sklera und Chorioides, der Beschaffenheit des Zwischengewebes und der Zahl der Fasern im Querschnitt zu liefern. Sein Material entnahm er dem Menschen, Kalbe, Hunde, Schweine und der Katze. Der Querschnitt der Nerven in der Suprachorioidea ist beim Hunde und Kalbe oval, bei der Katze, beim Schweine und beim Menschen stark abgeplattet elliptisch. Bei allen sind feine markhaltige Fasern neben stärkeren zu finden; jedoch auch marklose Fasern kommen vereinzelt vor. Die Nervenscheide ist beim Kalbe und Schweine besonders zart. Beim Hunde und Schweine ist sie nicht pigmentiert, beim Kalbe, Menschen und der Katze mit einzelnen Pigmentzellen belegt. Das Zwischengewebe zwischen den Fasern ist überall spärlich und feinkörnig, beim Hunde stellenweise feinfaserig. Die feinkörnige Zwischensubstanz hält Gutmann für geronnene Lymphe.

Hahn (57) hat am Menschen und am Hunde die Nervi ciliares longi et breves in ihrem extraokulären Verlaufe untersucht und gefunden, dass sie nur markhaltige Fasern enthalten im Durchschnitt von einer Dicke von 20 μ bis 2 μ. Die feinsten Fasern liegen in Bündeln zusammen in der Mitte oder an der Peripherie. Ob die feinen Fasern sympathisch sind, oder ob sie es sind, die die Binnenmuskulatur des Auges versorgen, muss späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Im Anschluss an die Ciliarnerven seien hier auch die interessanten Ergebnisse der Untersuchung der Natur des **Ganglion ciliare** angeführt. Man hat auf verschiedene Art die Versuche angestellt, diese Frage zu lösen: einmal histologisch, dann vergleichend-anatomisch und endlich auf dem Wege des Experimentes.

Retzius (115, 116) hat sich schon vor langer Zeit mit dem Ganglion beschäftigt; er zählte es zu den sympathischen; neuerdings hat er auch die Golgische Methode herangezogen, um die gewonnenen Anschau-

ungen zu ergänzen. An Katzenföten und an zweiwöchentlichen Tieren fand er überall in den Schnitten des Ganglion nur multipolare Nervenzellen von echt sympathischem Typus. Achsencylinder sind hie und da zu sehen, aber selten auf längere Strecken hin zu verfolgen. Damit, fügt Retzius hinzu, ist die Kenntnis jedoch nicht vollständig abgeschlossen, denn wir kennen noch nicht den weiteren Verlauf der Achsencylinder der beschriebenen Zellen und wir wissen nicht, in welchem Umfang die von anderen Nervencentren in das Ganglion eintretenden Nervenfasern in ihm enden, resp. Collateraten abgehen, welche in ihm Endgeflechte bilden. Mit der Golgischen Methode wird man eine vollständige Lösung dieser Frage zu finden nicht erwarten können.

Michel, d'Erchia (38) und Koelliker haben dann ebenfalls auf dieselbe Weise die multipolaren sympathischen Ganglienzellen nachgewiesen.

Schwalbe hat auf vergleichend-anatomischem Wege bekanntlich den Versuch gemacht, das Ganglion zu den Spinalganglien zuzuzählen und erwiesen, dass es anatomisch zum Oculomotorius gehören muss. In ähnlichem Sinne entscheidet sich Holtzmann (68), der ausgedehnte vergleichend-anatomische Forschungen angestellt hat. Er betont allerdings die ausserordentliche Variabilität der Verhältnisse bei den einzelnen Species und die unverkennbare Beimischung sympathischer Elemente in vielen Fällen.

Die genannten Untersuchungen scheinen doch die bedeutungsvolle Thatsache zu ergeben, dass die histologische und anatomische Durchforschung, die Kenntnis der Formen der Zellen etc. nicht genügen, die Natur und Zugehörigkeit des Augenknoten über allen Zweifel sicher zu stellen. Deswegen muss auch noch auf die experimentell versuchte Lösung der Frage eingegangen werden.

Es sind dazu die sehr interessanten Arbeiten Apolants (7, 8, 9) zu erwähnen, der experimentell die Funktion und Zugehörigkeit des Ganglion geprüft hat. Er fasst kurz die Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen so zusammen:

1. Durch die anatomische Forschung ist es wahrscheinlich geworden, durch die physiologische erwiesen, dass das Ganglion ciliare zum Oculomotorius gehört.

2. Es lässt sich physiologisch keine Beziehung des Ganglion zu einem anderen Nerven nachweisen.

3. Die Histologie lehrt, dass das Ganglion sympathisch ist.

4. Auch die physiologischen Ergebnisse können als Beweis der sympathischen Natur des Ganglion angesehen werden, wenn wir nur auf dem, wie ich glaube, berechtigten Standpunkt stehen, dass sympathische Ganglien

in centrifugaler, spinale in centripetaler Bahn liegen. Beim entwickelten Individuum besteht meines Wissens keine Ausnahme von der Regel.

Nach Apolant fehlt, wie er mit Recht betont, der zwingende anatomische Nachweis, dass thatsächlich die in das Ganglion ciliare eintretenden Fasern des Oculomotorius hier mit Endbäumchen enden. Um diese Lücke auszufüllen, unternahm er die schwierige Operation den Oculomotorius isoliert möglichst nahe an seinem Austritt aus dem Gehirn, jedenfalls vor seinem Eintritt in den Sinus cavernosus zu durchschneiden; dann untersuchte er die Oculomotoriusfasern mit der Marchischen Methode. An 2—4 monatalten Katzen gelang ihm mehrmals die Operation, auf die näher einzugehen hier nicht der Ort ist. Niemals konnte Apolant nun degenerierte Oculomotoriusfasern über das Ganglion ciliare hinaus bis zur Peripherie nachweisen, stets sah er, dass die Degeneration an Stellen aufhört, wo auch Zellen vorhanden sind und dass jenseits dieser Zellen die Nerven von normaler Beschaffenheit sind. Diese Ergebnisse sind so zu deuten, dass alle in das Ganglion ciliare eintretenden, mithin auch alle für die Binnenmuskulatur des Auges bestimmten Fasern des Oculomotorius im Ganglion endigen, und dass die Ganglienzellen selbst den Beginn eines neuen Neurons darstellen, das die Fortleitung des vom Oculomotorius ausgehenden Reizes übernimmt.

Das Ganglion muss ein sympathisches sein, denn ein spinales Ganglion müsste bei einer derartigen Durchschneidung als Nutritionscentrum für die Nervenfasern gerade verhindern, dass sie in der Strecke vom Ganglion zu der durchschnittenen Stelle degenerieren!

Nach allen diesen übereinstimmenden Beweisen darf man wohl nicht mehr an der sympathischen Natur des Ganglion zweifeln.

Dass das Ganglion aber trotzdem noch eine konstante Verbindung mit dem Trigeminus hat, will Apolant entwickelungsgeschichtlich erklärt wissen. Bekanntlich entwickeln sich die sympathischen Ganglien aus den spinalen Ganglien, das Ganglion ciliare stammt nach den Untersuchungen von His beim Hühnchen aus dem Trigeminusganglion. Diese Abstammung berechtigt uns also keinesfalls das Ganglion ciliare nun als spinales abgesprengtes Stück aufzufassen. Die Entwickelungsgeschichte kann uns also keine Möglichkeit geben, die sympathische oder spinale Natur des Ganglion zu beweisen. Aber sie kann uns die Beziehung der Radix longa vom Trigeminus zum Ganglion erklären, indem letztere als Analogon eines Ramus communicans aufzufassen ist.

Sehr ausgedehnte experimentelle Forschungen, das Ganglion ciliare in einem Zusammenhange zu erkennen, hat neuerdings Marina (95) angestellt. Es würde weit über die diesem Referat gesteckten Grenzen hin-

ausgehen, wenn alle Einzelheiten seiner Arbeit hier ausführlich besprochen würden, da sie fast ausschliesslich klinischer und physiologischer Bedeutung sind, aber die angeführten Resultate werden doch eine wertvolle Ergänzung der vorher genannten Untersuchungen geben.

Marina sagt:

1. Da bei Affen $^5/_6$ der Zellen des Ciliar-Ganglion nach Kauterisation der Cornea degeneriert sind, so sind $^5/_6$ der Zellen sensorischer Natur und bei der Sensibilität der Cornea thätig.

2. Da infolge der Exenteratio bulbi und der Neurectomia optico-ciliaris, also nach Verletzung der Nerven, die auch die Binnenmuskulatur des Auges innervieren, alle Zellen des Ganglion mehr oder weniger degenerieren, so folgt daraus, dass die grösste Mehrzahl der Ganglienzellen eine motorische Funktion besitzt, eine Funktion, die durch das physiologische Experiment (Nikotineinspritzungen) deutlicher hervortrat: nämlich die Innervation des Sphincter iridis. „Aus diesen Schlüssen folgt, meint Marina, dass das Ganglion ciliare bei Affen höchstwahrscheinlich wenig spinale, aber viel sympathische Zellen besitzt, ferner dass das Ganglion ciliare bei Affen wirklich ein Centrum der Pupillenbewegungen, ja nach meinen Experimenten sogar das einzige, wirklich nachgewiesene Centrum für die Pupillenverengerung ist."

Marinas Versuche und Resultate geben eine höchst wichtige Ergänzung und wohl auch Bestätigung der Apolantschen Versuche, denn niemals fand er, dass die Degeneration der Nerven nach Neurectomia optico-ciliaris über das Ganglion ciliare hinausgingen, und sie beweisen die Wichtigkeit der Untersuchungen von Holtzmann, der zuerst auf die Variabilität der Zellformen im Ganglion hinwies.

In ausführlichen Arbeiten hat Rabl (109, 110, 110a) die Entwickelung und den Bau **der Linse** bei den verschiedenen Vertebraten untersucht, wobei eine grosse Anzahl wichtiger Verhältnisse dieses so oft erforschten Organes aufgedeckt wurden. Der Ausgang seiner Untersuchung ist der von Leuckart aufgestellte Satz, dass die Vollkommenheit des Sehvermögens der Tiere innig zusammenhängt mit der Schnelligkeit ihrer Bewegung. Bei einem gut ausgebildeten Auge muss natürlich auch der centrale Aufnahmeapparat entsprechend ausgebildet sein, wie Rabl dies des näheren an mehreren Beispielen auseinandersetzt. An der Vervollkommnung des Auges muss natürlich auch die Linse einen sehr wesentlichen Anteil nehmen, deren Bau nur aus eingehendem Studium der Entwickelung verständlich wird.

Die Entwickelung der Linse der Selachier wurde von Rabl besonders eingehend an Pristiurus melanostomus studiert.

Die Linsenanlage ist bei einem Embryo von 45 Ursegmenten eine deutliche Verdickung des Ektoderms über der Mitte der Augenblase. Das Ektoderm ist einschichtig.

Bei fortschreitender Entwickelung wird es mehrschichtig, Teilungsfiguren sind in oberen und unteren Schichten der verdickten Stelle zu sehen. Nach aussen zu ist die Linsenplatte plan, nach innen konvex und in eine Delle der Augenblase eingelagert. Sehr bald darauf zeigt sich aussen eine ganz kleine Einziehung in der Mitte der Linsenanlage, die dann tiefer und trichterförmig wird. Sehr zahlreiche Kernteilungsfiguren zeigen an ihrer dicksten Stelle ein lebhaftes Wachstum an. Nach den Seiten hin ist die Anlage sehr viel deutlicher als im Anfang abgegrenzt.

Bei einem Embryo von 63 Ursegmenten ist die Linsenanlage eine annähernd kugelige, solide Zellmasse, die aussen mit dem Ektoderm zusammenhängt. Dort ist noch die ziemlich tiefe trichterförmige Grube zu sehen. Die Zellmasse lässt deutlich eine peripherische Lage kubischer Zellen und eine centrale Anhäufung rundlicher Elemente erkennen.

Sehr bald löst sich die Linsenanlage von ihrem Mutterboden ab, indem die Stelle des Zusammenhanges beider von der Seite her gleichsam eingeschnürt wird, und die trichterförmige Grube verschwindet. Die Ablösung ist bei einem Embryo von 66—68 Urwirbeln vollkommen, und bei genauem Zusehen findet man, dem hinteren Pole der kugeligen Masse genähert, in der bis dahin soliden Anlage einen spaltförmigen Hohlraum, der aber durchaus nicht in genetischem Zusammenhang mit der trichterförmigen äusseren Grube steht. Die Höhle des Linsenbläschens der Selachier entsteht also durch Dehiscenz der Zellen, nicht durch Einstülpung.

Diese Entwickelung der bläschenförmigen Linse weicht also hier bedeutend ab von allen anderen Wirbeltieren, soweit sie beobachtet sind. Rabl fasst wohl mit Recht die verbreitete Form der Linsenentwickelung, bei der die Linsenhöhle aus der Höhle der Einstülpung direkt hervorgeht, als die einfachere auf. Damit soll aber nicht etwa behauptet sein, dass die Grube, die sich in die Linsenanlage der Selachier einsenkt, eine Bildung sui generis ist, vielmehr ist sie zweifellos ein Homologon jener Grube, die sich sonst bei der Entwickelung der Linse bildet. Die selbständige Entstehung der Höhle des Linsenbläschens muss wohl den Gedanken nahe legen, dass die beiden Gruben doch nicht ganz und gar gleichwertige Bildungen sind. Rabl gelangt zu dem Schlusse, dass die Linsengrube der Selachier nicht der ganzen Linsengrube der übrigen Wirbeltiere, sondern nur deren Eingangsöffnung entspricht.

„So wie diese Eingangsöffnung verschwindet, indem sie sich schliesst,

so verschwindet die Linsengrube der Selachier, indem sie sich allmählich verflacht. Es liegen also hier ganz ähnliche Verhältnisse vor, wie bei der Gastrulation der höheren Wirbeltiere. Die Primitivrinne setzen wir dem Urmund, der Eingangsöffnung des Urdarmes, gleich, unbekümmert darum, ob sie thatsächlich noch in die Darmhöhle führt oder nicht. Es kann vielmehr gerade so, wie bei der Entwickelung der Höhle des Linsenbläschens, die Darmhöhle ganz selbständig und ohne jeden Zusammenhang mit der Primitivrinne entstehen, und doch kann diese den letzten Rest oder das Rudiment einer Einstülpungsöffnung des Darmes, eines Urmundes vorstellen."

Die auf so bemerkenswerte Weise entstandene Linsenhöhle nimmt nun rasch an Grösse zu. Die Wand des Bläschens hat fast überall den Charakter eines hohen einschichtigen Cylinderepithels, nur da, wo die Linse dem Ektoderm anliegt, sind die Zellen noch nicht epithelial angeordnet. Von dort ragt eine Zellmasse weit in das Innere des Bläschens vor. Allmählich ordnen sich auch diese Haufen zu einer einzelligen Schicht epithelial an, die hintere Wand verdickt sich sehr stark, indem die Zellen auswachsen und sich in Fasern umzuwandeln beginnen. Das Wachstum dieser Fasern geht nun ziemlich schnell vor sich, die Linsenhöhle wird durch die sich in ihrer Gesamtheit polsterartig vorwölbenden Fasermassen relativ kleiner. Das vordere Epithel beginnt schon weit hinter dem Äquator, in dessen Umgebung es dann nicht unbeträchtlich verdickt ist.

An ihrer Oberfläche ist die Linse nun von einer deutlichen Kapsel umgeben, die wie Rabl bestimmt angiebt, ektodermalen Ursprungs sein muss, da kein Mesodermgewebe in der Nähe ist. Er betrachtet sie als eine Basalmembran.

Die Linse wächst nun sehr rasch, was um so auffallender ist, als keine Gefässe in der Nähe sind.

Die Linsenhöhle wird zu einem Spaltraum zwischen Linsenfasern und vorderem Epithel. An der hinteren Seite ist eine kleine Grube, die dadurch zustande gekommen ist, dass die mittelsten Fasern im Wachstum allmählich zurückbleiben. Äquatorialschnitte der Linse zeigen, dass die Grube eine ziemlich breite horizontal gestellte Spalte darstellt. Beim Wachstum der Linse wächst sie rasch in die Länge und schliesst sich dann, indem die beiden Wände sich aufeinander legen. So entsteht die an der hinteren Fläche der Linse bekannte horizontale Naht. Vorn unter dem Linsenepithel ist ebenfalls eine Naht entstanden, die senkrecht auf der Richtung der hinteren steht.

Im weiteren Verlauf der Entwickelung beginnen die Fasern, die

konzentrisch über einander gelagert waren und keine grössere Regelmässigkeit in der Anordnung zeigten, an der Peripherie sich zu radiären Lamellen zusammenzuordnen.

Nach diesen interessanten Daten über die Entwickelung geht Rabl auf den Bau der Linse der Selachier ein.

Bei diesen Tieren, wie bei den Fischen überhaupt ist die Linse nicht, wie allgemein angenommen wird kugelig, sondern von vorn nach hinten nicht unbeträchtlich abgeplattet. So beträgt z. B. bei einem jungen Mustelus laevis der Durchmesser von Pol zu Pol 5,4, der Äquatorialdurchmesser 6,8 mm.

Der Querschnitt der Linse im Äquator ist meist ein Kreis, doch bei Raja asterias, Torpedo marmorata eine horizontalgestellte Ellipse.

Die schon erwähnten Nähte an der Vorder- und Hinterfläche sind nicht immer geradlinig, ihre Länge nimmt mit der Grösse der Linsen im allgemeinen zu.

Das Epithel reicht, wie aus der Entwickelung schon zu sehen war, ziemlich weit auf die Hinterfläche der Linse. Dort wird eine elliptische Stelle freigelassen.

Eine scharfe Grenze zwischen Epithelzellen und Linsenfasern besteht nicht. Die Linsenfasern entstehen aus den Zellen, indem letztere an beiden Seiten in die Länge wachsen, die Kerne werden dabei länger und dünner. Die Kernzone wendet sich von der Epithelgrenze eine Strecke weit nach hinten, biegt dann im scharfen Winkel nach vorn um, zieht darauf in geringer Entfernung von der Oberfläche und zugleich parallel mit ihr bis in die Gegend des Äquators, und wendet sich hier zum Schlusse nach innen, um sich allmählich aufzulösen und zu verschwinden.

Rabl wendet sich dann gegen die in alle Hand- und Lehrbücher übergegangene Anschauung über eine konzentrische Schichtung der Linse. Aus der bekannten Thatsache, dass man von gehärteten oder getrockneten Linsen mehr oder weniger grosse Platten abbröckeln kann, die konzentrisch über einander liegen, und aus konzentrischen Linien, die an Meridionalschnitten des Organes zu sehen sind, ist diese irrtümliche Vorstellung entstanden. Die erste erwähnte Thatsache hat darin ihren Grund, dass die Linsenfasern gleichen oder ungefähr gleichen Alters auch gleiche oder ungefähr gleiche Konsistenz besitzen; und die konzentrischen Linien an Meridionalschnitten der Linse sind nicht die Grenzlinien ganzer Schichten von Linsenfasern, sondern lediglich die Konturen einzelner Fasern. Äquatorialschnitte zeigen deutlich, dass von konzentrischer Schichtung gar keine Rede ist, sondern die Linsenfasern sind zu radiären Lamellen vereinigt. Dies findet die einfache Erklärung darin, dass die Zellen des

Linsenepithels in meridionalen Reihen stehen; so lange die Linse wächst legen sich die neugebildeten Linsenfasern direkt voreinander und bilden dann radiäre Reihen.

Da nun aber während des embryonalen Lebens keine derartige radiäre Lamellenanordnung zu sehen ist, so müssen auch bei der erwachsenen Linse in der Mitte unregelmässig gestellte Linsenfasern zu finden sein. Das ist in der That der Fall.

Gegen Ende des embryonalen Lebens beginnt erst die Bildung von radiären Lamellen.

Der Übergang von den ungeordneten Fasern zu den radiär geordneten ist ein ganz allmählicher, und so sind drei Abschnitte in einem Äquatorialschnitt einer Selachierlinse zu unterscheiden: Die Hauptmasse bilden die Radiärlamellen, das Centrum bilden die ungeordneten Fasern, den Übergang stellen die Fasern her, die sich allmählich zu Lamellen ordnen (Hauptfasern, Centralfasern, Übergangsfasern).

Die Hauptfasern nehmen von innen nach aussen an Dicke zu.

Der Querschnitt der Fasern ist meist sechseckig, von ungemein verschiedener Gestaltung.

Teilungen von Radiärlamellen in dem Verlauf von innen nach aussen sind recht häufig. Es nimmt dementsprechend die Zahl der Lamellen von innen nach aussen zu. Die Ursache dieses Phänomens ist bei der Amphibienlinse genauer untersucht (s. u.).

Die Zahl der Lamellen hängt von der Grösse (Alter) der Linse und von der Tierspecies ab. Bei den Selachiern kommen sehr grosse Zahlen vor. Bei Chimaera monstrosa betrug sie 3880, bei Pristiurus melanostomus 2900, bei Mustelus laevis 2130, bei Akanthias 1747 u. s. w.

In phylogenetischem Sinne ist die Zahl der Lamellen nicht so zu verwerten, dass tiefer stehende Formen eine grössere, höher stehende eine kleinere Anzahl aufweisen. Die Erfahrungen bei anderen Wirbeltieren sprechen entschieden dagegen, wie wir noch sehen werden.

Die Art der Anordnung der Linsenfasern ist aus dem einfachen Schema, das Rabl giebt leicht zu ersehen. (Figur umstehend.)

Die Naht und die Fasern der hinteren Seite sind mit vollen, die der vorderen Seite mit punktierten Linien angegeben.

Bei den Amphibien wurde die Entwickelung am genauesten beim Axolotl, weniger vollständig bei Triton taeniatus untersucht. Ältere Stadien wurden von Salamandra maculosa, atra, und Triton cristatus benutzt.

Beim jüngsten Axolotlembryo (24 Urwirbel) bildet die Linsenanlage eine dicke aus Cylinderzellen zusammengesetzte Platte, an deren Aufbau sich lediglich die Grundschicht des Ektoderms beteiligte; die Deckschicht

zieht unverändert darüber hinweg. Pigment ist in der Linsenplatte nicht enthalten. Diese Verdickung liegt in der eingebuchteten Augenblase, deren innere Wand sehr dick ist, während die äussere aus einer einfachen Zelllage besteht. Bei der weiteren Verdickung der Linsenanlage grenzt sie sich seitlich deutlich vom übrigen Ektoderm ab, die Deckschicht zeigt keine Veränderungen. Bald zeigt die Linsenanlage eine tiefe Grube, an der sich aber die Deckschicht nur mit einer kleinen Delle beteiligt. Höchstens können Zellen der Deckschicht in die Linsengrube hineingezogen werden. Dann löst sich das Linsenbläschen vollständig von seinem Mutterboden ab, ohne eine Trennungsspur an der Grundschicht des Ektoderms zu hinterlassen.

Die Zellen der medialen (hinteren) Wand wachsen in die Länge, die

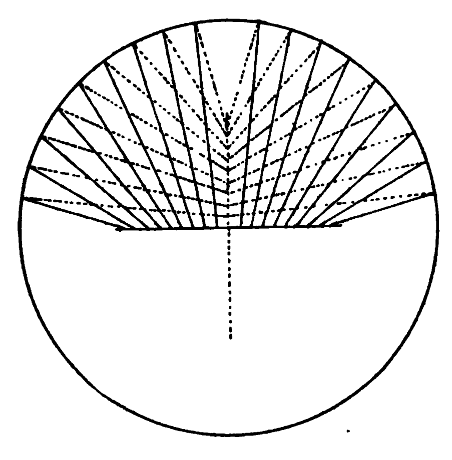


Fig. 1.

Höhle wird eingeengt. Nicht selten finden sich freie Zellen in der Höhle, über deren Bedeutung nichts Sicheres zu eruieren ist.

Nach kurzer Zeit füllen die Linsenfasern fast die ganze Höhle des Bläschens, sind unregelmässig konzentrisch über einander gelagert, die äusseren stossen mit ihrem basalen Ende am hinteren Linsenpol aneinander. Dort findet sich in späteren Stadien eine Grube oder ein Schlitz, der weiterhin tiefer wird, um den sich die Fasern sehr regelmässig geschichtet herum gruppieren und auch schon radiär verlaufende Lamellen erkennen lassen.

In der mittleren Zeit der Entwickelung hat die Linse eine mehr ovale Form, der grosse Durchmesser entspricht der Achse, dann wird sie aber mehr kugelig.

Rabl bespricht bei den Amphibien eine Thatsache von prinzipieller Bedeutung, die schon lange die Aufmerksamkeit der Forscher in Anspruch

genommen hatte, die Frage nämlich, ob die Bildung der sekundären Augenblase eine mechanische Folge der Entwickelung der Linse ist. Er sah an einem Axolotlembryo, der auf der einen Seite ganz normal gebildet war, auf der anderen Seite keine Linse angelegt, trotzdem aber eine sekundäre Augenblase, wenn auch viel kleiner und viel weniger regelmässig als normal. Daraus darf man wohl entnehmen, dass die Einstülpung der primären Augenblase und ihre Umbildung zur sekundären ein Vorgang ist, der auch unabhängig von der Linsenbildung erfolgen kann, der aber, wenn diese ausbleibt, nicht mit der Regelmässigkeit abläuft, wie unter normalen Verhältnissen.

Triton taeniatus zeigt ähnliche Linsenentwickelung wie der Axolotl, dagegen unterscheidet sich Salamandra nicht unwesentlich von jenen beiden. Sie erinnert teilweise an die Vorgänge bei Pristiurus. Diese Verschiedenheit ist um so interessanter, als ja die Lebensgewohnheiten dieser Tiere durchaus verschieden sind. Salamandra kann sich Zeit lassen mit der Entwickelung des Sehorganes, da sie ja die ganze Larvenzeit im Uterus der Mutter durchmacht, während Axolotl und Triton das Ei früh verlassen, und auf den Gebrauch der Augen angewiesen sind.

Die Anuren hat Rabl nicht untersucht, dagegen liegt aus neuerer Zeit eine Untersuchung von Inouye (72) vor, der Rana und Bufo daraufhin geprüft hat.

Seine Angaben über die ersten Stadien von Triton stimmen sehr gut mit den eben geschilderten Rablschen Beobachtungen überein.

Goette (47) hatte bei Bombinator beobachtet, dass die Linse aus einer soliden Wucherung der „Grundschicht" des Ektoderms hervorgeht, die nachträglich erst und ohne Vermittelung einer Einstülpung eine Höhle erhält. Dem war unter anderen Schoebel (135) entgegengetreten, der an dem Einstülpungsvorgang bei den Amphibien festhielt.

Inouye fand, dass bei Rana fast ganz in derselben Weise wie bei Triton eine Einstülpung vorhanden ist, dagegen ist bei Bufo an der Stelle, wo die Einstülpungsgrube zu suchen ist, ein Haufen von unregelmässig angeordneten Zellen.

Göttes Angaben werden also im wesentlichen bestätigt, entgegen den Widersprüchen anderer Autoren.

Die Untersuchungen von Ritter (121) über die Entwickelung der Linse des Frosches sollen, wie er behauptet, eine Ergänzung der Angaben Rabls sein. Referent kann sich davon weder nach den nicht immer klaren, auf eigenartigen Anschauungen über die Zellenlehre basierten Angaben, noch nach den wenig präcisen Abbildungen überzeugen.

Der Bau der Linse der Amphibien muss wie der des ganzen Auges

schon deswegen Interesse erregen, weil sie in der Mehrzahl als Larven im Wasser und später nach beendigter Metamorphose auf dem Lande leben. Kugelig ist ihre Linse, wie mehrfach behauptet wurde, nicht. Die vordere Fläche ist stets weniger stark gewölbt, besitzt einen grösseren Krümmungsradius als die hintere. Ein Äquator ist gut ausgebildet.

Aus den Zahlen, die Rabl aus dem Verhalten des Durchmessers des Äquators und der Achse der Linse berechnet hat, kann man mit Wahrscheinlichkeit schliessen, dass die Linse sich umsomehr von der Kugelform entfernt, jemehr sich die Tiere dem Luftleben angepasst haben. Mit Sicherheit ist dies in der individuellen Entwickelung der Tiere zu finden: während des Larvenlebens ist die Gestalt der Linse der Kugelform näher als später.

Weiterhin nimmt die relative Grösse der Linse so wie des ganzen Auges vom Axolotl bis zu den Anuren stetig zu, womit wohl auch bewiesen ist, dass das Sehvermögen bei den Anuren grösser ist als bei den Urodelen.

Auch die Amphibien besitzen eine vordere und eine hintere lineare kurze Naht. Wie bei den Selachiern steht die hintere Naht horizontal, die vordere vertikal. Sie sind nicht unbeträchtlich kürzer als die Nähte der Selachier. Bei Triton ist meistens keine Naht vorhanden.

Das Epithel hört beim erwachsenen Tier immer am Äquator auf. In der Mitte der Vorderfläche ist es sehr viel dünner als am Äquator. Dies ist bei den Anuren deutlicher ausgeprägt als bei den Urodelen, man ist daher in der Lage an einem Meridionalschnitt der Linse beide Klassen von einander zu unterscheiden. Artenunterschiede sind ausserdem noch vorhanden. Die Anordnung der Epithelzellen ist bei Triton und Salamandra ganz ähnlich wie bei den Selachiern. Die Anuren haben viel kleinere Epithelzellen als die Urodelen, was mit den allgemeinbekannten Verhältnissen übereinstimmt. Sehr interessante Angaben über das Wachstum der Linse seien hier besonders hervorgehoben. Die Stelle, wo die Epithelzellen sich vermehren, liegt vor dem Beginn der meridional gestellten Reihen, zwischen ihm und dem Zonulaansatz. Von da aus werden die Zellen in und zwischen die meridionalen Reihen geschoben; so können dann Vermehrungen der Reihen zustande kommen, wie sie auch bei den Linsen der Amphibien zu finden sind, und zwar viel häufiger als bei den Selachiern.

Die Umwandlung der Zellen in Linsenfasern geht so vor sich, dass sie bei den Urodelen in einen bandförmigen Fortsatz auswachsen, der sich unter dem Epithel eine Strecke weit nach vorn schiebt; die nächste Zelle

sendet ihn noch weiter nach vorn, bis dann die Zellen auch an ihrer hinteren Seite auszuwachsen beginnen.

Bei den Urodelen fängt zuerst der äussere Teil der Zellen zu wachsen an.

Die Kernzone zeigt bei beiden Amphibiengruppen auch charakteristische Unterschiede.

Über den Kernschwund in den Linsenfasern sagt Rabl, dass die Kerne schwinden, sobald die Fasern aufhören zu wachsen, d. h. wenn sie mit ihren Enden die Linsennähte erreicht haben. Die Stelle, wo der chromatinhaltige Kern gelegen hat, ist an den Fasern längere Zeit zu sehen. Es hat den Anschein, als wenn Chromatin in die Faser übertrete.

Auch an der Amphibienlinse, die wie kaum wiederholt zu werden braucht, einen radiär lamellären Bau, aber keine konzentrische Schichtung besitzt, sind Centralfasern, Übergangs- und Hauptfasern zu unterscheiden. Der Kern mit den ungeordneten Fasern ist sehr klein, da die Entwickelung zeigte, dass die Ordnung sehr früh beginnt, viel früher als bei den Selachiern.

Die Zahl der Lamellen ist bei den Urodelen sehr viel geringer als bei den Anuren; z. B. Triton cristatus erwachsen 100, Siredon pisciformis 145, Salamandra maculata 221, dagegen Hyla arborea 529, Rana fusca 916. Bei den Selachiern sind also enorm viel mehr Lamellen vorhanden.

Die Breite der Fasern ist bei den verschiedenen Species sehr ververschieden.

Der Verlauf der Fasern ist ebenso wie bei den Selachiern, das Schema gilt also auch hier, nur die Nähte müssten etwas verkürzt gezeichnet werden. Die Kapsel ist dünner als bei den Selachiern.

Schliesslich sei noch hervorgehoben, dass Henles (62) Angaben über die Amphibienlinse durch Rabl oftmals bestätigt wurden, dass jener aber festhielt an dem nun beseitigten Irrtum von dem konzentrischen Bau der Linse, und so keine klare Vorstellung von dem Wachstum der Linse bekommen konnte.

Die Entwickelung der Linse der Reptilien wurde von Rabl an Lacerta agilis, viridis und Tropidonotus natrix untersucht.

Bei einem Embryo von 15 Ursegmenten ist die Linsenanlage eine nicht scharf begrenzte Verdickung des Ektoderms. Schon bei einem Embryo von 23 Ursegmenten ist eine tiefe Linsengrube vorhanden, mit sehr dicker Wand. Das Mesoderm ist sehr weit von der Linsenanlage entfernt. Bald schnürt sich dann die Linsenanlage von dem Ektoderm ab und es entsteht das einschichtige geschlossene Bläschen (29 Ursegmente). Die Wände sind überall gleich dick, aber nur kurze Zeit, denn die Zellen der hinteren Wand beginnen in Fasern auszuwachsen und polsterartig in die

Höhlung vorzuragen. Bei weiterer Ausbildung ist die konzentrische Anordnung der Fasern auf dem Schnitte deutlich geworden. Die freien Enden der Fasern färben sich, wie bei Amphibien und Selachiern dunkler als die basalen.

Embryonen von 1,6 mm Länge zeigen schon radiäre Lamellen, aber der weitaus grösste Teil der Linse besteht noch aus ungeordneten Centralfasern.

Dann sieht man bei älteren Stadien das Epithel am vorderen Pol dünner werden, während es vor dem Äquator sich beträchtlich verdickt (0,04 mm). Diese verdickte Zone ist die Anlage des Ringwulstes. Seine Zellen zeigen eine polare Differenzierung, indem die äusseren Teile dunkler gekörnt erscheinen. Die Radiärlamellen nehmen nun immer an Zahl zu und stellen bald die Hauptmasse der Linse dar, der Kern der Linse behält denselben Durchmesser.

Mit den bisherigen Angaben der Litteratur steht Rabl vor allem darüber in Widerspruch, dass er behauptet, die Linsenblase sei von Anfang an einschichtig, während alle früheren Untersucher davon überzeugt waren, dass sie aus mehreren Schichten besteht.

Rabl stützt sich auf folgende Gründe, die auch wegen ihrer allgemeinen Bedeutung hier aufgeführt werden sollen. „Erstens liegen weitaus die meisten Kerne an der basalen Seite der Wand des Bläschens; zweitens sind die Kerne, welche nicht die Lage haben, der grossen Mehrzahl nach solche, die entweder Spuren einer beginnenden oder einer eben abgelaufenen Teilung zeigen, oder die in voller Teilung begriffen sind; drittens — und dies hängt mit dem zweiten Argument zusammen, — liegen in einschichtigen Epithelien die Kerne, wenn sie sich teilen, stets an der freien Seite des Epithels. Dies ist so konstant, dass es geradezu ein Mittel an die Hand giebt, in zweifelhaften Fällen die Frage, ob ein Epithel einschichtig oder mehrschichtig sei, mit Sicherheit zu entscheiden. Nun sind auch im Linsenbläschen der Reptilien die Teilungsfiguren nie an der basalen, sondern stets mehr oder weniger weit an der freien Seite gelegen."

Der Bau ist von Rabl an folgenden erwachsenen Species untersucht worden.

1. Ordnung: Crocodilia.

Alligatoridae . . . . Alligator mississipiensis.

2. Ordnung: Chelonia.

Emydae . . . . Emys europaea.
Chersidae . . . . Testudo graeca.

3. Ordnung: Saurii.

Rhynchocephalia	Hatteria punctata.
Ascalobotae	Platydactylus mauritanicus.
Lacertidae	Lacerta viridis. Lacerta faraglionensis. Lacerta agilis. Lacerta muralis.
Chamaeleonidae	Chamaelio vulgaris.
Scincoideae	Gongylus ocellatus. Anguis fragilis.
Ptychopleurae	Pseudopus Palasii.

4. Ordnung: Ophidia.

Pythonidae	Eryx jaculus. Python morulus.
Colubridae	Tropidonotus natrix. Trop. natrix var. sparsus. Elaphis quaterradiatus. Zamenis viridiflavus.
Viperidae	Vipera aspis.

Profilansichten und genaue Masse veranschaulichen die mannigfache Form der verschiedenen Linsen. Diese Spezialangaben überschreiten bedeutend den Rahmen eines Referates.

Eine lange horizontale hintere und vertikale vordere Naht besitzen die Alligatoren; Emys und Testudo haben keine Naht, ebenso alle Saurier, dagegen haben die Schlangen eine kurze vordere und hintere.

Ausgezeichnet sind fast alle Linsen durch einen Ringwulst, der aber bei den verschiedenen Arten ungemein seiner Ausbildung nach variiert. Er besteht immer aus Fasern, die natürlich nichts anderes sind, als verlängerte Epithelzellen. Die Kerne liegen der äusseren (basalen) Oberfläche näher als der inneren. Eine centrale mit Körnchen durchsetzte Protoplasmamasse tritt auf Querschnitten der Fasern, die durch dicke Wände von einander abgegrenzt sind, sehr eigenartig hervor. Bei Pseudopus zeigen die Fasern äusserst merkwürdige, zahlreiche blasige, kolben- und spindelförmige Anschwellungen, die durch die ganze Dicke des Ringwulstes ziemlich gleichmässig verteilt sind.

Die Dicke und Ausdehnung des Ringmuskels ist bei den verschiedenen Species ausserordentlich verschieden. An einem Meridionalschnitt beträgt er bei Emys $^{1}/_{55}$ des ganzen Schnittes, bei Anguis fragilis $^{1}/_{11}$, bei Lacerta agilis $^{1}/_{7}$, bei Chamaeleon $^{1}/_{3}$.

Die Schlangen haben keinen Ringwulst. Ein Teil hat ein Linsenepithel ganz ähnlich dem urodeler Amphibien, ein anderer zeigt das Epithel gerade da am dicksten, wo es bei diesem am dünnsten ist, nämlich am vorderen Teil der Linse.

Diejenigen Tiere, die einen stark ausgebildeten Ringwulst haben, zeigen einige Modifikationen in der Bildung von Linsenfasern aus den Epithelzellen, die aber nur in den eigentümlichen Formationen der umbiegenden Zellen bestehen.

Centralfasern, Übergangsfasern und Hauptfasern sind natürlich an allen Linsen zu unterscheiden, der Kern ist meist klein und liegt mitunter nach hinten verschoben.

Die Zahl der Radiärlamellen ist am grössten beim Alligator 955, bei den übrigen Species schwankt sie zwischen 93 (Anguis fragilis) und 287 (Hatteria punctata). Von den Schlangen ist Python (1100) besonders auffallend durch die grosse Menge, während die übrigen Arten zwischen 315 bis 244 schwanken.

In der Anordnung der Lamellen ist besonders Chamaeleo durch höchst auffallende „Verwerfungen" von Lamellen ausgezeichnet, wie sie bei keinem Reptil wieder zu finden sind.

Die Breite der Fasern schwankt sehr bedeutend bei den einzelnen Reptilien. Die breitesten hat Hatteria.

Die Linsen, die Nähte besitzen, zeigen dieselbe Anordnung wie in dem bei den Selachiern gegebenen Schema. Die, die keine Nähte haben, haben Fasern, die von der vorderen Hälfte der Achse zur hinteren ziehen.

Die Kapsel der Linse ist bei den Reptilien über dem Epithel (der Ringwulst natürlich mit einbegriffen) dicker als an der Hinterfläche. Vorn besteht sie aus zwei Schichten.

Zur Ergänzung Rabls Angaben sei noch auf die Arbeit von Osawa (103 a) hingewiesen, der unter anderem auch die Linse von Hatteria punctata beschrieben hat, die einen gut ausgebildeten Ringwulst hat. Auf die wichtigen Angaben von Beer (17) komme ich weiter unten noch zurück.

Von Vögeln hat Rabl die Ente und das Huhn auf die Entwickelung der Linse hin genauer untersucht. In einem Stadium von 18 Ursegmenten ist die erste Andeutung der Linsenplatte zu sehen. Die Verdickung nimmt dann rasch zu, es bildet sich die Linsengrube aus, die sich zum Linsenbläschen schliesst, das dann gleich darauf abgeschnürt unter dem unversehrten Ektoderm liegt.

Die Wand der Linsengrube ist sehr dick, aber Rabl hält sie trotzdem für einschichtig, weil er seine eben angeführten Gründe bestätigt findet. Die Ablösung vom Ektoderm vollzieht sich bei einem Embryo von

35—36 Urwirbeln. In dieser Zeit ist auch die Differenzierung der hinteren Wand zu Linsenfasern schon zu erkennen, auch hier ist eine Verschiedenheit des freien Endes der Fasern gegen das basale in Hinsicht auf die Annahme von Farbstoffen. Die Linsenfasern wachsen dann weiter, bis sie an das vordere Epithel kommen. Dies zeigt bald den Beginn der Anordnung in meridionalen Reihen an der Epithelgrenze. Gewöhnlich hebt sich bei den älteren Stadien das Epithel stark von den Linsenfasern ab, sodass die Linsenhöhle grösser erscheint, als sie in Wirklichkeit ist.

Nach 13tägiger Bebrütung fängt die Bildung des Ringwulstes an; bei einem 17 Tage alten Embryo sind schon sehr zahlreiche Radiärlamellen vorhanden.

Zahlreiche Einzelheiten der Entwickelung sind gegebenenfalls im Original nachzusehen.

Bei der litterarischen Übersicht, die Rabl giebt, macht er auf einen recht interessanten weit verbreiteten Irrtum aufmerksam. Huschke wird immer als der Autor citiert, der die richtige Anlage der Linse erkannt haben soll, er lässt aber aus dem Linsenbläschen nur die Kapsel hervorgehen, während der „Linsenstoff“ nur eine Absonderung der Kapsel sein sollte. Die erste richtige Darstellung gab Remak. Zu einem gewissen Abschluss wurde die Kenntnis namentlich für das Huhn durch die bemerkenswerte Arbeit von Kessler (80) gebracht, mit dessen Angaben Rabls Darstellung harmoniert, wenn auch letzterer natürlich eine grosse Menge von neuen Thatsachen vorbringt.

Der Bau der Linse erwachsener Tiere ist an folgender grosser Zahl von Species untersucht worden.

I. Ratitae

Apteryges	Apteryx australis.

II. Carinatae

Natatores	Anser cinereus. Anas bochas.
Scansores	Palaeornis torquatus. Melopsittacus undulatus.
Gallinacei	Gallus domesticus. Tetrao tetrix. Bonasia silvestris.
Columbinae	Columba livia domest.
Raptatores	Athene noctua. Otus silvestris. Astur palumbarius.

Passeres . . . .
- Corvus corone.
- Garrulus glandarius.
- Emberizza hortulana.
- Fringilla caelebs.
- Pyrrhula vulgaris.
- Carduelis elegans.
- Alauda arvensis.
- Hirundo rustica.
- Hirundo riparia.
- Hirundo urbica.
- Cypselus apus.

Die Linsen des Kiwi und der Papageien zeigen am meisten Eidechsenähnlichkeit, sie sind ihnen zum Teil zum Verwechseln ähnlich.

Familienähnlichkeit ist meist vorhanden, unter den Raubvögeln sind Tag- und Nachttiere von einander verschieden.

Ganz merkwürdig sind die Linsen der Schwalben; sie sind nämlich auffallend asymmetrisch und weichen so von dem Typus der Vertebratenlinse sehr bedeutend ab. Trotz alledem ist aber zu betonen, dass im ganzen eine sehr weitgehende Übereinstimmung des inneren Baues vorhanden ist, die mit der sonstigen auffallenden Einförmigkeit der inneren Organisation der Tierklasse gut in Einklang steht.

Ringwülste sind bei allen Vertretern zu finden, den kleinsten hat Apteryx, dem sich dann die Papageien anschliessen. Dann kommen die Ente und die Gans und die hühnerartigen Vögel in weiterhin aufsteigender Reihe. Kolbenartige Auswüchse der Ringwulstfasern sind bei allen den genannten Tieren zu beobachten, die Kolben sind so durcheinander geschoben, dass sie unmöglich an Schnitten von einem Ende bis zum anderen zu verfolgen sind.

Diese Anschwellungen sind immer nur im mittleren Teile des Ringwulstes zu sehen, es ergiebt sich daraus, dass drei Zonen des Wulstes leicht zu unterscheiden sind, die eine, die den Übergang zum Epithel bildet, die mittlere Zone mit den Kolben, die dritte, die den Übergang zu den Linsenfasern bildet. Eigentümliche regelmässig wiederkehrende Wirbelbildungen in den Kolbenteilen des Ringwulstes sollen durch die Impressionen der Ciliarfortsätze entstanden sein.

Bei den Tagraubvögeln ist der Ringwulst viel stärker ausgebildet als bei den Nachtraubvögeln. Besonders mächtige Ringwülste haben endlich die Gangvögel (Passeres), unter ihnen den stärksten die Schwalben, vor allen Cypselus. Durchweg sind die Ringwülste nicht gleichmässig dick, was auf Meridionalschnitten oft recht deutlich zu bemerken ist. Bei Cypselus

ist aber auch die Form der Querschnitte des Ringwulstes sehr beträchtlich verschieden.

In ähnlicher Weise wie bei den Reptilien hat Rabl auch den Flächeninhalt des Ringwulstquerschnittes im Verhältnis zum Flächeninhalt des ganzen Meridionalschnittes der Linse berechnet; er fand z. B. folgende Zahlen: bei der Gans $^1/_{27}$, Papagei $^1/_9$ bis $^1/_{10}$, Taube $^1/_6$, Stieglitz $^1/_5$, Schwalbe mehr als $^1/_3$, Segler $^2/_5$.

In Wirklichkeit muss man aber annehmen, dass der Ringwulst beim Segler mehr als die Hälfte der ganzen Linse aufbaut.

Von ganz besonderer Wichtigkeit ist die höchst interessante Beobachtung Rabls, dass die Stärke des Ringwulstes in demselben Verhältnis wächst, als die Fluggeschwindigkeit eine grössere wird. So ist die Geschwindigkeit der Wachtel 17 m, der Taube 27 m, des Falken 28 m, des Adler 31 m, der Schwalbe 67 m, des Seglers 88 m.

Vergleichen wir diese Angaben mit den Ringwulstmassen, so ist die Übereinstimmung sofort einleuchtend.

Es fragt sich nun aber, wie kann dieser Zusammenhang erklärt werden.

Die schnell fliegenden Vögel müssen unbedingt schneller accommodieren können, als die sich langsam bewegenden. Optisch aktiv kann der Ringwulst nicht sein, da er dauernd von der Iris bedeckt ist, aber, wie schon kurz angedeutet wurde, beeinflussen die sich an der Linse direkt ansetzenden Ciliarfortsätze — eine eigentliche Zonula ciliaris besitzen die Vögel nicht — den Bau des Ringwulstes und so ist es mehr als wahrscheinlich, dass der Ringwulst bei der Accommodation in wichtiger Weise beteiligt ist, wenn auch die nähere Art und Weise nicht angegeben werden kann, da die Physiologie des Vogelauges doch noch viel zu wenig erforscht ist.

Auch für die Reptilien trifft das Zusammengehen der Stärke des Ringwulstes mit der Schnelligkeit der Bewegung zu. Das Chamaeleon, das selbst ruhig sitzt, erhascht die sich rasch bewegenden Insekten mit erstaunlicher Sicherheit.

Die nächtlichen Tiere, der Gecko und die Nachtraubvögel haben einen ganz geringen Wulst, dagegen grosse Augen; sie können die schnelle Accommodation bei dem geringen Lichte nicht gebrauchen, dagegen brauchen sie für das Erjagen der Beute in der Dunkelheit grosse Augen, damit möglichst viel Licht einfallen kann. Alles zeigt die wunderbare funktionelle Abhängigkeit der Augen von der Lebensweise, und so werden gewiss noch viele morphologische Eigentümlichkeiten bei genauester Kenntnis der Biologie erklärt werden können; die im vorjährigen Bericht erwähnte Rede von Schleich giebt noch mancherlei Anregungen dazu.

Die Fasern der Linse der Vögel zerfallen wie bei den bisher beobachteten Tierklassen in Central-, Übergangs- und Hauptfasern. Letztere bilden den grössten Teil der Linse und sind natürlich in Lamellen angeordnet. Die Zahl der Radiärlamellen ist bei den Vögeln grösser als bei den Reptilien. Sie schwankt zwischen 336 (Melopsittacus) und 854 (Corvus corone). Bedeutend grösser dagegen ist sie bei den Nachtvögeln (Athene noctua 1550—1600).

Unregelmässigkeiten, Teilungen etc. sind sehr selten.

Die Breite der Fasern ist bei den Vögeln beträchtlicher als bei den Reptilien, aber recht auffallend gleichmässig innerhalb der ganzen Klasse.

Die Kernzone ist auch überall von demselben Verhalten, der Kernschwund ähnlich wie bei den Reptilien.

Die Kapsel ist nur beim Kiwi geschichtet und dort auch bei weitem am dicksten. Über dem Scheitel des Ringwulstes ist sie immer am stärksten, von vorn nach hinten nimmt sie ab.

Durch das liebenswürdige Entgegenkommen des Verfassers ist es mir jetzt schon möglich, auf die dritte Abteilung der Rablschen Arbeit, die sich mit der Entwickelung und dem Bau der Säugetierlinse beschäftigt, einzugehen. Am genauesten wurde die Entwickelung der Linse des Kaninchen untersucht, doch auch eine grössere Reihe von Stadien vom Schweine, Schaf, von der Katze und vom Menschen.

Bei einem Kaninchen von neun Tagen sieben Stunden zieht das Ektoderm, ohne eine Verdickung zu zeigen, über die primäre Augenblase hinweg, und ist zum Unterschied von allen anderen Wirbeltieren[1]) von dieser Blase durch eine dünne, scheinbar kontinuierliche Schicht locker mit einander verbundener Mesodermzellen getrennt. Bei einem etwa zehn Tage alten Embryo ist die Linsenanlage als vorgewölbte dorsal und ventral gut abgegrenzte Platte zu erkennen, die aus einer einfachen Schicht kurz prismatischer Zellen besteht. Die darauf folgende Abplattung der Linsenanlage konnte nicht beobachtet werden, dagegen die weitere Einsenkung des Linsenbläschens bis zur völligen Abschnürung an einer grossen Reihe von auf einander folgenden Stadien. Am ventralen Ende der sich bildenden Linsengrube ist die grösste Vertiefung zu finden, im bemerkenswerten Gegensatz zu dem Verhalten bei den Sauropsiden, bei denen am dorsalen Ende ihre grösste Vertiefung ist. Trotzdem die Kerne in der ganzen Dicke der Linsenplatte gleichmässig verteilt sind, ist nicht daran zu zweifeln, dass auch hier eine einfache Lage von Zellen vorhanden ist. Zwischen Linsenanlage und der Delle der Augenblase befinden sich mesodermale Elemente,

1) Vergl. betreff dieser Angabe die nachher besprochene Arbeit von Cirincione.

die zum grössten Teil als Gefässe oder Gefässsprossen aufzufassen sind; mesodermale Zellen, die nicht mit Gefässen zusammenhängen, sind nur verschwindend wenig zu sehen.

Beim Tieferwerden der Linsengrube sieht man bald auf ihrem Boden einen unregelmässigen, von der Linsenplatte auf den meisten Schnitten sehr scharf abgegrenzten Zellhaufen (cf. Fig. 7); es kann nicht zweifelhaft sein, dass es sich hier um Zellen handelt, die aus dem Verbande der Linsenplatte ausgeschieden sind. Nicht alle derartige Zellen sind zum Haufen vereint, sondern man findet auch vereinzelte isoliert liegen. Da sich ihre Kerne intensiver färben, als die der im Verbande verbleibenden, kann man wohl annehmen, dass sie im Zerfall begriffen sind. Mit dem Tieferwerden der Linsengrube wird der Zellhaufen meist auch grösser, ist aber bei Embryonen gleichen Alters nicht immer gleich mächtig. Bei den Sauropsiden fehlt ein derartiges Heraustreten von Zellen vollständig.

Die vollkommen geschlossene Linsenanlage hat immer eine mehr dreieckige als runde Form, indem die der Augenblase zugekehrte Wand abgeplattet ist. In der Blase sind noch jene freien Zellen zu sehen, aber zum Teil schon zerfallen. Die äussere Wand der Anlage unterscheidet sich schon deutlich von der inneren, die später die Linsenfasern bildet. Sobald die Linsenblase vollständig abgeschlossen ist, ragt die innere Wand schon polsterartig in das Lumen vor. Die Gestalt der Blase ist auf dem Schnitt noch dreiseitig. In dem Polster liegen die Kerne der Linsenfasern ungefähr in der Mitte; die Fasern zeigen, wie bei allen Wirbeltieren in dem Alter, eine polare Differenzierung, indem die freie, dem Lumen zugewendete Seite sich mit Alauncochenille intensiver färbt als die basale.

Mit fortschreitender Entwickelung verschwindet der in der Linsenhöhle liegende Zellhaufen und jene Detritusmassen.

Bald wird nun auch das Bläschen rund, die Höhle wird mit zunehmender Länge der Fasern immer kleiner. Eine Vermehrung der Fasern durch Teilung ist wohl sicher auszuschliessen, denn die neuen Fasern werden, nach den zahlreichen Kernteilungsfiguren zu schliessen, von dem Epithel geliefert. Dieses reicht auch in späteren Stadien noch über die Äquatorialebene der Linse heraus nach ihrem proximalen Pole zu.

Die zunächst noch gerade verlaufenden Linsenfasern bilden bald flache, mit der Konkavität gegen die Epithelgrenze gekehrte Bogen, ihre polare Differenzierung fängt an, undeutlich zu werden. Die Lage der Kerne der Linsenfasern deutet an, dass sie mit ihrem freien Ende stärker gewachsen sind als mit ihrem basalen; später aber, wenn die Achse der Linse durch das Verschwinden der Höhle kleiner geworden ist als der äquatoriale Durchmesser, dann liegen die Kerne wieder fast genau in der

Mitte der Fasern, trotzdem durch Messung festgestellt wurde, dass sie im ganzen nicht gewachsen waren.

Bei einem 14—15 Tage alten Kaninchenembryo zeigt sich am proximalen Pole der Linse eine Grube, die über die nun deutlich gewordene Kapsel[1]) hinwegzieht. Die Kerne der Linsenfasern sind um diese Zeit noch etwas mehr nach dem distalen Pol hingerückt als vorher. Bei dem ältesten untersuchten Embryo (Länge 45 mm) war die vordere Fläche viel stärker gewölbt als die hintere; der Äquator springt als scharfe Leiste deutlich markiert hervor. Die durch den Äquator gelegte Ebene schneidet die Achse der Linse weit hinter ihrem Halbierungspunkt. Ob die Zellen des Linsenepithels, das überall ziemlich gleich dick ist, schon in meridionalen Reihen angeordnet sind, konnte nicht ganz sicher entschieden werden. Eine vordere und eine hintere auf einander senkrecht stehende lineare Linsennaht ist jetzt deutlich zu erkennen. Die Entwickelung der Nähte scheint genau so vor sich zu gehen wie bei Pristiurus. Mit Sicherheit lässt sich an Schnitten erkennen, dass die Bildung der hinteren Naht beginnt, wenn die in der Achse verlaufenden Fasern eine Länge von 0,5 mm erreicht haben.

Alle Fasern haben noch Kerne, wenn auch die centralen schon den beginnenden Kernschwund deutlich zeigen.

Zur Ergänzung untersuchte Rabl noch die Entwickelung der Linse bei älteren Stadien des Schweines, weil es, wie weitaus die meisten Säugetiere, einen mehr(drei)strahligen Linsenstern besitzt.

In dem von ihm beschriebenen fünften Stadium (grösste Länge 26 mm) beginnt die Bildung der hinteren Linsennaht. Die centralsten Fasern, die als Achsenfasern bezeichnet werden, bleiben im Wachstum zurück und kommen mit ihrem proximalen Ende in den Grund einer Spalte zu liegen, die bis zur Oberfläche reicht. An Äquatorialschnitten erscheint diese Spalte als lineare Naht. Dies ist insofern von grossem morphologischen Interesse, als damit diese lineare Form der Naht als die ursprüngliche zu bezeichnen ist, von der der mehrstrahlige Stern sich als eine sekundäre Form ableitet.

Im nächstfolgenden Stadium zeigt sich der Beginn der vorderen ebenalls linearen Naht, die senkrecht zur hinteren orientiert ist. Zugleich beginnt jetzt die Bildung meridionaler Reihen im Linsenepithel und damit auch das Auftreten von Radiärlamellen.

Alsdann bildet sich die hintere Naht so um, dass in ihr ein stumpfer

[1]) Ihre Entstehung glaubt Rabl auch bei den Säugetieren als Produkt der Linsenzellen auffassen zu müssen, geht aber auf die genauere Schilderung nicht ein, weil er den Beweis hier weniger sicher führen kann als bei den niederen Wirbeltieren, da Mesoderm und Gefässe zu früh in die Nähe der Linse kommen.



Winkel sichtbar wird, sie also aus zwei Schenkeln besteht. Bald darauf wächst aus dem Scheitel dieses Winkels ein dritter Schenkel heraus, der die Anlage des dritten Strahles des Linsensternes darstellt. Äquatorialschnittserien aus diesem Stadium lehren, dass der dreistrahlige Stern, ähnlich wie er entstanden ist, nach der Mitte der Linse zu wieder in die lineare Naht übergeht. Der meridionale Verlauf der Fasern ist nun auch dementsprechend anders geworden. Mit zunehmendem Alter der Embryonen nimmt die Regelmässigkeit des Sternes zu und auch an dem distalen Pole tritt ein solcher auf.

Die Beobachtungen Rabls an dem Schaf und der Katze bringen nichts von dem geschilderten abweichendes. Auch beim Menschen liegen Zellen in der Linsenhöhle, wie Rabl im Gegensatz zu Kessler und Cirincione betont.

Den Bau der Säugetierlinse hat Rabl an folgenden Arten untersucht.

Perissodactyla		Equus caballus
Artiodactyla	Pachydermata	Sus crofa dom.
	Ruminantia	Cervus capreolus
		Rupicapra rupicapra
		Ovis aries
		Bos taurus
Rodentia		Lepus timidus
		Lepus cuniculus
		Cavia cobaya
		Mus rattus
		Mus musculus
		Sciurus vulgarus
Insectivora		Talpa europaea
Carnivora		Canis familiaris
		Canis vulpes
		Mustela martes
		Felis domestica
Chiroptera		Vesperugo noctula
		Vesperugo pipistrellus
		Rhinolophus hipposiderus
Primates	Pitheci	Macacus rhesus
		Inuus erythraeus
		Cynocephalus babuin
	Mensch.	

Bei der Betrachtung der fixierten Linsen, von denen Maasse und zahlreiche Abbildungen gegeben werden, fällt die ausserordentlich verschiedene Grösse der Linsen auf. Die relativ grössten besitzen die Ratte und die Maus; dann folgen Hase und Kaninchen und die Carnivoren. Die relativ kleinsten besitzen die Primaten und unter ihnen der Mensch. Seine Linsen sind absolut kleiner als die der Katze und des Kaninchens; zugleich sind die seinigen die flachsten. Am Äquator sämtlicher untersuchter menschlicher Linsen, sowie der der Affen zeigte sich eine grosse Zahl meridional gestellter leistenartiger Erhebungen von nicht ganz gleicher Höhe und Breite, ihrer Zahl nach der der Ciliarfortsätze entsprechend, die wohl sicher durch den Ansatz der Zonulafasern hervorgerufen sind.

Alle untersuchten Säugetierlinsen besitzen Nähte; nur bei den Leporiden sind sie linear, sonst sind immer mehr oder weniger komplizierte Linsensterne vorhanden.

Beim Menschen kommen neben dreistrahligen Sternen auch sechs- (von Rabl nicht beobachtet) und neunstrahlige vor. Die Strahlen sind nicht geradlinig, sondern zeigen zickzackförmige Knickungen, die an die Bilder von Blitzfiguren erinnern.

Die Krümmungsradien der vorderen und hinteren Linsenfläche sind recht verschieden, sodass flache oder annähernd kugelförmige Linsen zu beobachten sind.

An ganzen gefärbten Linsen kann man das Epithel makroskopisch leicht erkennen. Die Epithelgrenze entspricht immer ziemlich genau dem Äquator. Dort ist seine Zelllage immer am dicksten, während die dünnste Stelle am distalen Pol der Linse liegt. Im einzelnen zeigen die verschiedenen Species mannigfache Besonderheiten, die im Original nachzusehen sind. An der Epithelgrenze sind immer die oft erwähnten meridionalen Reihen zu finden, aber auch gegen den Pol zu ist eine bestimmte Anordnung der Zellen wohl nicht zu verkennen. In der Zone vor diesen Reihen trifft Rabl häufig Kernteilungsfiguren, nie in den Reihen selbst. Die bei den Amphibien gewonnenen Resultate passen also auch für die Säugetiere. Beim Menschen sind die Reihen ziemlich kurz und nicht sehr regelmässig. Die Umbildung der Epithelzellen in die Linsenfasern ist bei allen Arten ziemlich gleichartig, in dem Verlauf der Kernzone sind bei den verschiedenen Tieren jedoch nicht unerhebliche Verschiedenheiten.

Die Linsenfasern sind auch hier wieder in Centralfasern, Übergangsfasern, Haupt- oder Grundfasern zu trennen. Die mittelsten Fasern sind bei alten Embryonen nicht glattrandig, sondern von wellenförmigen Linien begrenzt. Die Centralfasern sind in ziemlicher Anzahl vorhanden, sehr breit ist die Zone der Übergangsfasern. Teilungen, Interkalationen etc.

sind beim Schweine z. B. ausserordentlich reichlich. Die Hauptmasse der Linse bilden aber immer noch die Grundfasern, die in bekannter Weise Radiärlamellen bilden, deren Zahlen bei den angegebenen Species gezählt wurde. Um nur einige herauszugreifen, so fand Rabl beim Pferde 4300, beim Schweine 2503, bei der Maus 646, bei Macacus 1739, beim Rinde 1474, beim erwachsenen Menschen 2258. Die Zahlen beweisen, dass bei den Säugetieren viel mehr Lamellen vorhanden sind als bei allen anderen Wirbeltieren. Auch hier hat die Grösse der Linse keinen entscheidenden Einfluss auf die Zahl der Radiärlamellen. Innerhalb derselben Familie haben allerdings die grösseren Individuen gewöhnlich mehr Lamellen. Der zahlreichen Teilungen und Interkalationen wegen sieht die Linse auf Äquatorialschnitten meist nicht so regelmässig aus wie bei bisher beschriebenen Vertebraten. Nur die kleinen Nagetiere zeigen auffallend regelmässige Lamellen. Dagegen zeichnen sich die Primaten und auch der Mensch durch erstaunlich grosse Unregelmässigkeit in dieser Beziehung aus, sodass Detailbeschreibungen eigentlich unmöglich sind. Zweifellos hängt dies wohl mit der viel grösseren Elastizität und Schmiegsamkeit der ganzen Linse und der ausserordentlichen Plastizität der einzeln Fasern zusammen. „Im Vergleich mit der Linse der Primaten muss uns die der übrigen Säugetiere als eine relativ starre Masse erscheinen, die einem auf sie einwirkenden Zug oder Druck nur verhältnismässig träge folgt.“ Die durch Zug der Zonulafasern am Äquator erzeugten Leisten der Primatenlinse, von denen schon gesprochen wurde, beweist ja wie lebhaft diese Linse auf die Kräfte, die ihre Form zu verändern vermögen, reagiert. Natürlich wird diese Elastizität der Linse der Accommodation zu Gute kommen, die bei den Primaten besonders gut ausgebildet ist, wie die Versuche von Hess und Heine beweisen.

Die Breite der Fasern ist bei den Säugern viel geringer als bei den Vögeln und Reptilien, und bei den verschiedenen Species sehr wenig variierend.

Sehr wesentlich von dem Bau der übrigen Säuger verschieden ist der Bau der Linse der Fledermäuse und des Maulwurfes; deswegen werden sie in einem besonderen Kapitel behandelt. Die Linsen der Fledermäuse sind entweder, wie bei Vesperugo auf beiden Seiten ungefähr gleich stark gewölbt, oder wie bei Rhinolophus, vorn stärker als hinten; zudem sind sie ausserordentlich klein, wie auch die ganzen Augen bei diesen nächtlichen Tieren auffallend klein sind. Das Epithel zeigt keine meridionalen Reihen, oder doch nur ganz unklare, entspricht also dem fötalen Linsenepithel der anderen Tiere, wenn die Ordnung in Reihen eben beginnt. Natürlich entsprechen die Fasern auch diesem Verhalten und zeigen höchst selten nur

Anläufe zur Bildung von Radiärlamellen. „So dürfen wir also sagen, dass die Linsen der Fledermäuse uns einen Zustand vor Augen führen, welchen die übrigen Säugetierlinsen nur während einer kurzen Zeit ihrer Entwickelung aufweisen.“ Ihr ganzes Auge scheint funktionell minderwertig zu sein.

Die Linse des Maulwurfes hat Rabl auch ihrer Entwickelung nach untersucht. Die Linsenanlage ist dadurch von Anfang an ausgezeichnet, dass sie zum Beispiel viel kleiner als die des Kaninchens ist, und in der Höhle oder dem Bläschen keine freigewordenen Zellen zeigt. Die an der hinteren Wand sich ausbildenden Fasern sind nicht gut gegen einander abgrenzbar. Niemals zeigt das Epithel irgendwelche Andeutung von meridionalen Reihen, ebenso wenig wie die Fasern auch im ausgebildeten Zustand irgendwie regelmässige Anordnung erkennen lassen. Stets besitzen die Fasern Kerne; allerdings lässt sich der Ausdruck „Faser“ kaum auf die Gebilde, die die fertige Linse aufbauen, anwenden, denn sie haben durchaus unregelmässige und variierende Formen. So verfällt also die Linsenfasermasse der Rückbildung, denn während der Entwickelung sind zu bestimmter Zeit deutlich Fasern zu erkennen; sie entsprechen aber stets nur der Centralfasermasse der übrigen Tiere; beim Maulwurf kommt es also nie zur Bildung von Übergangszonen, oder gar von regelmässig gereihten Hauptfasern.

Auf Grund dieser seiner Beobachtung an den rudimentären Linsen der genannten Tiere und der Litteraturangaben kommt Rabl dazu, folgende phylogenetische Stadien des Rudimentärwerdens der Linse festzustellen:

I. Stadium: Es kommt nicht mehr zur Bildung regelmässiger meridionaler Reihen, und infolgedessen auch nicht mehr von radiär angeordneten Hauptfasern. Nur Andeutungen von beiden sehen wir. Als Beispiel dienen die Fledermäuse.

II. Stadium: Die Linsenfasermasse besteht nur aus Fasern, die den Centralfasern gut entwickelter Linsen entsprechen. Vielleicht repräsentiert Thyphlops solchen Fall.

III. Stadium: Wie das vorhergehende Stadium, nur dass die gebildeten Fasern einer Degeneration anheimfallen. Dies ist beim Maulwurf zu finden und vielleicht auch bei Siphonops.

IV. Stadium: Es bildet sich ein Linsenbläschen, aber seine proximale Wand bildet keine Fasern, wie es Proteus zu zeigen scheint.

V. Stadium: Es kommt überhaupt nicht mehr zur Bildung eines Linsenbläschens; vermutlich ist Myxine dafür ein Repräsentant.

In neuester Zeit hat sich auch Ritter (122) mit der Linse des Maulwurfes beschäftigt, und einige Besonderheiten des Baues richtig erkannt.

Jedoch hat der Verfasser so ausserordentlich eigenartige Auffassungen vom Bau der Linse überhaupt, dass hier nicht näher auf Einzelheiten eingegangen werden kann. Auch seine Arbeit über den Kernschwund beim Aal (120) sei hier nur der Vollständigkeit wegen erwähnt; die nicht immer klaren Angaben werden durch die Abbildungen ganz ungenügend ergänzt.

Rabl fügt dann seiner Arbeit noch einen höchst bedeutsamen Rückblick und Schluss hinzu, der hier allerdings leider nur zum Teil besprochen werden kann. Zunächst giebt er bei der Besprechung der Entwickelung der Linse eine Art wissenschaftlichen Glaubensbekenntnisses ab, indem er mit erfreulicher Energie der Entwickelungsgeschichte ein viel grösseres Recht für die Ermittelung der verwandtschaftlichen Beziehungen einräumt als der vergleichenden Anatomie, die nur die Endstadien beachtet, wobei er zugleich erkennen lässt und auch besonders betont, dass er „voll und ganz auf dem Boden der Descendenztheorie stehe". Leider ist es hier nicht angängig, auf die höchst interessanten allgemeinen Auseinandersetzungen näher einzugehen.

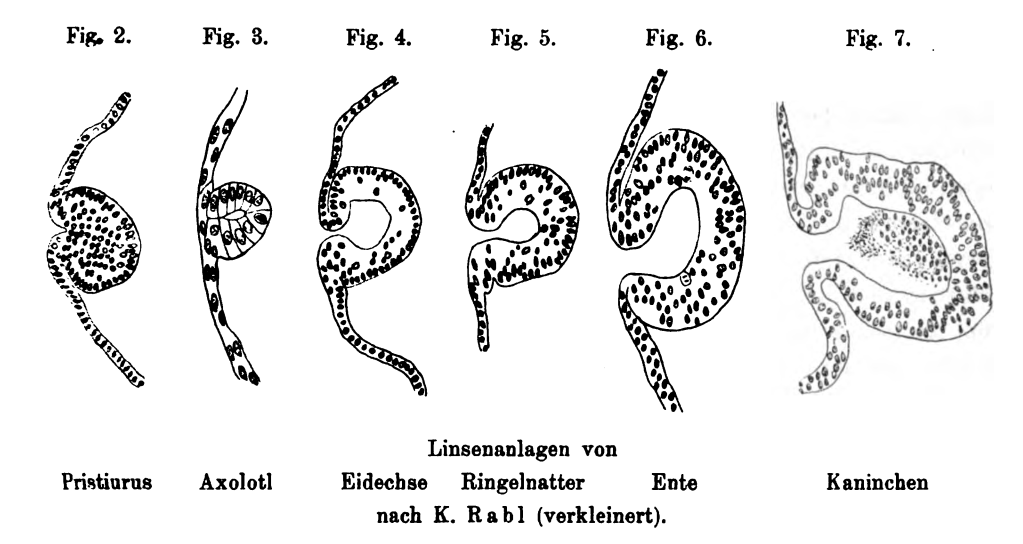
Von dem Gedanken, den er in dem Satze ausspricht: Die Wesenheit eines Organismus beherrscht seine Entwickelung, ausgehend, stellt dann Rabl genauere Betrachtungen über seine gewonnenen Ergebnisse an. Zunächst bespricht er die Fälle von vergänglicher und bleibender Variation, die er bei der Entwickelung der Linse beobachten konnte, von denen die der zweiten Gruppe die wichtigsten sind, da sie phylogenetische Bedeutung haben. Zu letzteren gehören die bei verschiedenen Embryonen derselben Art verschieden zahlreich vorhandenen Teilungen der Zellen der Übergangszone des Linsenepithels, die nun wieder eine Verschiedenheit in der Zahl der Linsenfasern bedingen müssen deswegen, weil von den meridionalen Reihen die Zahl der Radiärlamellen der Linsenfasern unbedingt abhängig ist. Nach Berechnungen von Rabl könnten bei der Eidechse die Zahl der Linsenfasern zwischen 56000 und 64000 bei derselben Art schwanken. Ähnlich, wenn auch nicht so leicht nachzuweisen, wird es mit dem Ringwulst sein, der wegen seiner Bedeutung für die Accommodation eine exquisit nützliche Bildung ist und dessen Vervollkommnung allein durch Variabilität der Zellen erklärt werden kann.

Die Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten in der Entwickelung der Linse bei den verschiedenen Tierklassen werden von Rabl noch einmal in Rücksicht auf den oben genannten Satz übersichtlich zusammengestellt. Diese kommen in Skizzen, die Rabl anfügt, sehr gut zur Geltung, die deswegen hier wiedergegeben sein mögen. Das Stadium bei den Vertretern der verschiedenen Typen ist immer das gleiche: Die Linse ist kurz vor der Abtrennung von Ektoderm. Genauere Erläuterungen sind hier wohl

überflüssig, da alles Wesentliche schon vorher gesagt wurde. Die typischen Verschiedenheiten der einzelnen Gattungen springen sofort in die Augen.

Es sei nur noch hervorgehoben, dass die Zahl der Zellen der Linsenanlage in den verschiedenen Schnitten, wie ersichtlich, verschieden ist, und dass Rabl gefunden hat, dass diese Zahl in einem bestimmten Verhältnisse zu der Zahl der zuerst gebildeten radiären Lamellen steht.

Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7.



Linsenanlagen von
Pristiurus Axolotl Eidechse Ringelnatter Ente Kaninchen
nach K. Rabl (verkleinert).

Bei diesem Überblick erkennt Rabl ferner, dass sich die Säugetiere in dem Entwickelungsgang mehr von den Vögeln als von den Reptilien unterscheiden, und dass die Unterschiede der Linsenentwickelung der Säugetiere wieder gegenüber den Amphibien entschieden grösser als gegenüber den Reptilien sind.

Bei der Besprechung des Baues der Linsen stellt Rabl vier Typen der Linsen auf. I. Typus: bei Fischen und Amphibien, so lange diese im Wasser leben; beide Flächen der Linse sind gleich stark gewölbt, die Epithelgrenze liegt an der hinteren Fläche, das Epithel ist am vorderen Pol am dünnsten und nimmt nach hinten an Dicke immer zu.

II. Typus: bei den verwandelten Amphibien und den Säugetieren (auch bei einigen Schlangen); beide Flächen besitzen verschiedene Krümmung, die Epithelgrenze liegt genau am Äquator, das Epithel ist wie bei I. beschaffen.

III. Typus: bei Reptilien, mit Ausnahme der Schlangen, und bei den Vögeln; beide Flächen sind mehr oder weniger verschieden gewölbt, Epithelgrenze liegt weit hinter dem Äquator, es kommt zur Bildung eines Ringwulstes.

IV. Typus: bei Nattern und Vipern; sie hat fast Kugelgestalt, Epithelgrenze liegt am Äquator, das Epithel ist vorn am dicksten, nimmt nach der Grenze zu ab.

Jedoch nicht Klassenunterschiede, sondern auch Artunterschiede sind an der Linse deutlich: Jede Art hat ihre spezifische Linse. Ja, Rabl verallgemeinert den Satz, indem er sagt: jede Art hat ihre spezifischen Organe, ihre besonderen Gewebe und Zellen, ebenso wie jede Art ihr eigenes chemisches Leben führt.

Von allergrösster Wichtigkeit für die Beurteilung des Baues der fertigen Linse ist das Erkennen physiologischer Momente. „In der Linse spiegelt sich die ganze Lebensweise eines Tieres." Die Fähigkeit, zu accommodieren (wenigstens bei den Tieren, die dies durch Veränderung der Brechkraft der Linse thun), die Accommodationsbreite, die Accommodationsgeschwindigkeit, alles dies lässt sich aus der Anatomie der Linse, wie gezeigt worden ist, erkennen. Der Bau der Linse der Primaten zeigt, dass allein sie von allen Säugetieren imstande sind, gut zu accommodieren, sie, die allein eine Fovea centralis besitzen; bei allen anderen Säugetieren ist das Bewegungsehen dem Formsehen überlegen, ja darin mögen sie sogar die Primaten übertreffen.

Auf die Erörterungen Rabls über die Bedeutung der Ciliarfortsätze und des Pecten des Vogelauges für die Regulation des intraokularen Druckes bei der Accommodation kann hier nicht eingegangen werden. Ebensowenig auf die höchst interessanten neuen Probleme der vergleichenden Histologie, die Frage nach der Lage, Zahl und Grösse der Zellen eines tierischen Organismus betreffend, die Rabl an dem ihm dafür sehr geeignet scheinenden Organ, der Linse, bespricht. Nicht nur in der Linse, sondern auch an allen anderen Geweben des Körpers ist die Lage der Zellen — der Verfasser geht hier auf seine geistreiche Hypothese von der Bipolarität und der bilateralen Symmetrie der Zellen ein — ihre Zahl und ihre Grösse eine bestimmte. Innerhalb einer engbegrenzten Gruppe von Tierarten ist die Grösse der Zellen eine bestimmte, aber ihre Zahl schwankt nach der Körpergrösse der einzelnen Arten. Die Rolle, die dabei die Variation spielt, hat Rabl genau erörtert.

So hat Rabl in dieser seiner bewundernswerten Arbeit, die mit erstaunlich sorgfältigen Abbildungen ausgestattet ist, nicht nur eine enorme Menge von Detailbeobachtungen zusammengefügt, sondern hat auch Gesetze von allgemeiner Wichtigkeit dabei gefunden und durchdacht, die für alle Gebiete der Anatomie von höchstem Interesse sind. Wenn auf diese letzteren gerade hier nicht ausführlich eingegangen werden konnte, so geschah das mit der beruhigenden Gewissheit, dass andere

Kapitel der „Ergebnisse" sich noch eingehend mit diesen Problemen zu beschäftigen haben werden.

Die Aufsehen erregenden Untersuchungen von Gustav Wolff (173, 174) über die Regeneration der Linse hatten eine Reihe von Nachprüfungen veranlasst, weil sie weit über das entwickelungsgeschichtliche und histologische Interesse hinaus von allgemeiner Bedeutung sind. Wolff hatte bei Larven und erwachsenen Tieren von Triton taeniatus die Linse extrahiert und fand sie nach einigen Monaten regeneriert. Das innere epitheliale Blatt der Iris verliert sein Pigment, das von massenhaft herbeieilenden Leukocyten fortgetragen wird, am Pupillarrande wuchert das Epithel; aus diesen Wucherungen entsteht am oberen Rande der Pupille ein Linsensäckchen, aus dem sich — nach vererbtem Typus — die vollständig normale Tritonenlinse bildet.

Erik Müller (99) hat an 3—6 cm langen Tritonenlarven die Entfernung der Linse ausgeführt. Von grösster Wichtigkeit ist natürlich, dass keine Linsenreste zurückbleiben. An frisch operierten Tieren hat sich Müller von dem Erfolg der vollständigen Entfernung der Linse überzeugt. Weiterhin bestätigt er genau die Ergebnisse Wolffs. Das innere Blatt der Iris verliert sein Pigment. Die Zellen werden cylindrisch und protoplasmatisch. Auch die dem Rande am nächsten gelegenen Zellen des äusseren Blattes erleiden diese Veränderung, und so zeigt die Iris ziemlich bald nach der Operation einen pupillaren verdickten, aus zwei ineinander übergehenden Epithellamellen bestehenden Randteil. Durch das fortschreitende Wachstum dieses Randteiles wird in dem oberen Rande der Iris eine kleine Falte gebildet, die gegen die Mitte der Pupille hin wächst. Diese Falte nimmt bald die Form einer Blase an, die durch einen Stiel mit dem Mutterboden, dem Irisepithel zusammenhängt. In ganz derselben typischen Weise wie die gewöhnliche Linsenblase sich nach ihrer Abschnürung aus dem Hornblatte zur Linse ausbildet, entwickelt sich jetzt die in der oben genannten Weise aus der Iris entstandene Blase zu einer Linse von gewöhnlichem Aussehen.

Fischel (41) hat an Larven von Salamandra maculata von 25 bis 35 mm Länge die Entfernung der Linse ausgeführt. Die Regeneration der Linse erfolgt genau in derselben Weise.

Nach ihm ist die Depigmentation der Iris ein aktiver Zellvorgang. Die Leukocyten sind nicht imstande, eine so gleichmässige Entfernung des Pigmentes zu besorgen, wie sie zu beobachten ist.

Die späteren Entwickelungsstadien der sich neubildenden Linse gleichen durchaus nicht immer streng dem normalen Entwickelungsvorgang. Es braucht z. B. überhaupt kein Bläschen zu entstehen, sondern es wuchert

statt dessen eine massive oder nur kapillare Spalten aufweisende Zellmasse in die Pupille. Oder es entwickelt sich häufig ein Bläschen, das ziemlich mächtige epitheliale Zellmassen enthält. Diese verbinden stellenweise vordere und hintere Wand des Linsenbläschens, sodass es oft schwer ist zu entscheiden, an welcher von beiden sie entstanden ist. Sie kann sowohl von jedem Teil der Wand des Bläschens als auch von einem der beiden Blätter der Pars iridica retinae an jener Stelle entspringen, an der sie auseinander weichen, um das Linsenbläschen zu bilden.

Im Gegensatz zum normalen Entwickelungsvorgang kann auch in frühen Stadien die vordere Wand der Linsenbläschen bedeutend dicker sein als die hintere.

Von abgesprengten Hornhautstücken kann niemals eine Regeneration der Linse statthaben.

Besonders interessant ist, dass nach Exstirpation der Linse Neubildung von mehr als einer Linse stattfinden kann. Dies kann dadurch bedingt werden, dass zwei Linsenanlagen als knospenförmige Abhebungen des hinteren Blattes der Pars iridica retinae übereinander liegen, die eine näher, die andere entfernter vom Pupillarrande; oder aber sie können nebeneinander liegen, mehr oder weniger weit medial oder lateral.

Es kann aber auch zweitens aus einer ursprünglich einheitlichen Anlage eine Doppelbildung entstehen. Die Stelle, wo sich die Linsenfasern aus dem regenerierten Bläschen bilden, befindet sich durchaus nicht immer genau am hinteren Pol, sondern sie kann mehr oder weniger weit nach der Seite verschoben sein; und so kann dann an zwei Stellen gleichzeitig die Bildung von Linsenfasern beginnen, und zwei nicht vollständig getrennte Linsen liegen zuletzt in der Pupille übereinander.

Drittens kommen Kombinationen der beiden genannten Arten von Mehrfachbildungen vor, und so können drei Linsen gebildet werden.

Die Lage der neugebildeten Linse ist durchaus nicht immer der im normalen Auge gleich.

Nach weiteren Versuchen Fischels besitzt auch der dem Margo ciliaris entsprechende Teil der Retina die Fähigkeit die Linse zu regenerieren, wenn der andere Teil der Iris entfernt war.

Ja es können sogar in mehrere Stücke zerrissene Iristeile, die frei in der vorderen Kammer liegen, jedes für sich eine kleine Linse neu bilden.

Das Licht übt insofern einen Einfluss auf die Regeneration der Linse, als sie bei vollkommenem Lichtabschluss zeitlich verzögert ist.

Sehr wichtig ist ein weiterer Punkt, auf den Fischel seine Aufmerksamkeit gelenkt hat. Er entfernte nämlich nicht die Linse, sondern versenkte sie in den Glaskörper, und doch kam ein „von der Iris geliefertes

Regenerationsprodukt" zustande, das allerdings nicht strenge den Bau einer Linse zeigte. Fischel glaubt daher, dass jede Zerrung und Dislokation der Iris, die bei den Operationen natürlich nicht zu vermeiden ist, als auslösendes Moment der Linsenregeneration zu betrachten ist.

Obgleich die Untersuchungen von Beer (15—19) vom Standpunkt des Physiologen unternommen worden sind, müssen sie doch wegen ihres allgemeinen morphologischen Interesses hier im Umriss besprochen werden, weil sie äusserst wichtig für das Verständnis des Baues der Linse und des Auges im ganzen sind. Beer hat in ausführlichen Arbeiten die Accommodation des Auges der Cephalopoden, Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel mit sorgsam ausgewählten Methoden untersucht und giebt zugleich einen Überblick über die Accommodation des Auges in der Tierreihe. Augenblicklich mögen hier nur die Ergebnisse für die Wirbeltiere berücksichtigt werden.

Accommodation kommt bei allen Wirbeltieren vor und man kann im allgemeinen sagen, dass ein Auge für um so grössere Entfernungen schon accommodieren muss, je grösser es ist, je weiter seine Pupille, je feiner sein Netzhautmosaik ist. Andererseits ist für kleinere Tiere das Bedürfnis, sehr nahe Gegenstände scharf zu sehen, oft wichtiger als für grosse, und so ist für alle kleinen, speziell kleinköpfigen Vögel, eine grössere Accommodationsbreite zu erwarten als für die meisten Säuger.

Drei Möglichkeiten der Accommodation sind für ein nach dem Prinzip der Camera obscura gebautes Auge denkbar: Es könnte die Brechkraft der Medien, es könnte die Wölbung der brechenden Flächen, und es könnte die Entfernung der brechenden Flächen von der Netzhaut geändert werden. Die zuerst genannte Möglichkeit ist bei keinem Tierauge — soweit wir bis jetzt wissen — vorhanden, dagegen sind die beiden anderen verwendet.

Die Fische sind nach Beers Untersuchungen in der Ruhe kurzsichtig, sie accommodieren aktiv für die Ferne. Bei ihnen fehlt: Ciliarkörper, Ciliarmuskel, Zonula, Fontanascher Raum. Die Iris lässt den ganzen Rand der Linse frei. Diese ist an ihrer oberen, der Rückenfläche des Tieres zugekehrten Seite, durch das starke unnachgiebige Ligamentum suspensorium lentis aufgehängt.

An der entgegengesetzten Stelle der Linse setzt sich mit zarter Sehne das von älteren Autoren als Campnula bezeichnete Gebilde an, das als Accommodationsmuskel dieses Auges erkannt ist, und von Beer als „Retractor lentis" bezeichnet ist. Seine Funktion besteht darin die Linse zur Einstellung des Auges für die Ferne der Netzhaut zu nähern. Die so erreichte Accommodationsbreite schwankt zwischen 2 und 12 Dioptrien.

Die früher vielfach behauptete Ansicht, dass die Fische in Luft für annähernd gleiche Entfernung wie in Wasser eingestellt seien, weil ihre Hornhaut im Centrum abgeflacht, und daher in beiden Medien ohne Einfluss auf die Brechung sei, kann nach Beers Befunden nicht mehr aufrecht erhalten werden. Die Hornhaut der meisten Fische ist nicht nur nicht flach, sondern sogar ziemlich stark gekrümmt, und wenn die Tiere aus dem Wasser genommen werden, so befällt sie durch das Inkrafttreten der Hornhautbrechung — die Hornhaut hat nahezu den Brechungsindex des Wassers — eine so starke Myopie, dass sie durch die im Wasser ausreichende negative Accommodation nicht in nennenswertem Grade korrigiert werden könnte.

Recht interessant ist es, dass Tiefseefische z. B. aus einer Tiefe von 1000 Meter wohl noch accommodieren können, ein Beweis, dass dort also noch gesehen wird, wohin Tageslicht nicht mehr dringt, die Tiere also auf ihr oder anderer Tiere Leuchten angewiesen sind.

Die Amphibien accommodieren ebenfalls durch aktive Bewegung der Linse, aber nicht so wie die Fische, sondern indem sie die Linse von der Netzhaut entfernen, also für die Nähe das Auge einstellen.

Der Ciliarmuskel bewirkt eine Drucksteigerung im Auge und so ein Vordrängen der beweglichen Linse, die ihre Gestalt nicht verändert. Die Accommodationsbreite beträgt ca. fünf Dioptrien. Die Frösche besitzen keine Accommodation.

Auch die Amphibien können nicht in Luft und Wasser zugleich scharf sehen. Der Frosch unter Wasser ist hochgradig hypermetropisch.

Die Schlangen besitzen gleichfalls die Fähigkeit durch aktive Entfernung die in ihrer Form unveränderte Linse von der Netzhaut zu entfernen. Ihre Accommodationsbreite beträgt bis zu 15 Dioptrien.

Einen Ciliarmuskel besitzen die meisten Schlangen nicht, ein ihnen eigentümlicher, in die Iriswurzel eingelagerter zum Teil ihr aufgelagerter cirkulärer quergestreifter Muskel besorgt in kräftiger Weise die Accommodation. Die Linse wird rasch und ausgiebig nach vorn gedrängt, der von der Linse verdrängte Humor aqueus findet in der Kammerbucht Platz.

Nur bei Tropidonotus tessellatus fand Beer ausser dem Vordrängen der Linse auch noch eine Vermehrung der Wölbung, und dementsprechend eine grosse Accommodationsbreite.

Bei den nun zu nennenden Reptilien, Vögeln und Säugetieren bewährte sich die Richtigkeit der Grundidee der von Helmholtz für das menschliche Auge aufgestellten Accommodationstheorie. Bei allen Tieren, die durch Änderung der Linsenkrümmung accommodieren, erfolgt diese nach der Entspannungstheorie.

Das wurde von Beer zunächst für die oben genannte Schlange und die Schildkröten erwiesen.

Ganz ausserordentlich gross ist die Accommodationsbreite der amphibiotischen Teichschildkröten. Sie können im Wasser ihr Auge nicht nur für die Ferne einstellen, sondern sogar für die Nähe.

Die Eidechsen accommodieren ebenfalls durch Änderung der Krümmung der Linse. Alligatoren haben eine geringe Accommodationsbreite.

Bei nächtlichen Tieren tritt die Accommodation an Bedeutung zurück.

Bei den Vögeln erreicht natürlich auch der Accommodationsapparat einen hohen Grad der Entfaltung. Der von Crampton entdeckte Accommodationsmuskel des Vogelauges setzt sich einerseits an den Knochenring, andererseits an die innere Lamelle der Hornhaut an und steht nach innen zu mit dem Ligamentum pectinatum in Verbindung.

Wie Beer zeigte, ist die Wirkung des Muskels auf die Hornhaut eine sehr geringe, und kann entgegen den Theorien von Crampton, Brücke etc. bei der Accommodation nur eine ganz unbedeutende Rolle spielen. Der Muskel zieht vielmehr die innere Hornhautlamelle peripheriewärts und entspannt das mit ihr fest verbundene, den weiten Fontanaschen Raum überbrückende Ligamentum pectinatum iridis und somit die mit diesem verbundenen Ciliarfortsätze, an denen die Linse aufgehängt ist.

Ist dagegen in Vogelaugen der Brückesche Muskel besonders ausgebildet (bei Säugetieraugen ist dies immer der Fall), dann wirkt dieser Muskel auf die Chorioides, die nach vorn gezogen wird.

Beers Angaben für das Vogelauge sind durch die Untersuchungen von Heine (58) im wesentlichen bestätigt worden. Er hat das interessante Experiment bei einer Taube gemacht, beide Augen so zu fixieren, dass das eine im gelähmten, das andere im accommodierten Zustand erhalten wurde, um dann beide Augen mikroskopisch zu untersuchen. „Konstant auftretende Verschiedenheiten beider Augen nötigen zu dem Schlusse, dass der Accommodationsmuskel, welcher funktionell als Einheit aufzufassen ist, durch seine Kontraktion die Zonula umspannt. Die Verschiedenheiten, welche sich in der Form der accommodierten und nicht accommodierten Linse finden, nachdem sie den Fixierungs- und Härtungsmethoden unterworfen ist, beschränken sich vor der Hand auf die vordere Polgegend und sind nicht ohne weiteres als physiologische anzusehen.“ Hoffentlich gelingt es später auch die veränderte Form der Linse noch am Präparat zu demonstrieren.

So gilt nach Beer und anderen Forschern also auch die Helmholtzsche Theorie für die Säugetiere und den Menschen, die gerade bei letzterem von mehreren Seiten neuerdings untersucht worden ist. Für die

Entspannung der Zonula der Linse spricht auch die Thatsache, dass die Linse bei der Accmomodation mit geradeaus gerichteten Augen um etwa ein halbes Millimeter abwärts sinkt. Die Besprechung dieser Einzelheiten dürfte hier wohl nicht am Platze sein. (Hess [63].)

Von den Schlussfolgerungen Beers seien noch folgende allgemeineren Inhaltes hervorgehoben:

In jeder Tierklasse finden sich Arten, bei denen die Accommodation fehlt (z. B. Selachier, Seeaale, Schellfische, Frösche, Unken, Molche, Alligatoren, Geckos, Riesenschlangen, Vipern, Nager).

Die nächtliche Lebensweise mag dabei eine bedeutende Rolle spielen.

Die durch Änderungen der Linsen-Netzhautdistanz accommodierenden Tiere sind gegenüber den durch Änderungen der Linsenwölbung accommodierenden insofern gut daran, als sie im Alter nicht presbyopisch werden.

Retzius (118) hat sich vor einiger Zeit eingehend mit dem Bau und der Entwickelung des **Glaskörpers** beschäftigt und auch sein Verhalten in verschiedenen Lebensaltern untersucht. Allerdings giebt er nur eine Auswahl seiner zahlreichen schönen Abbildungen und keine seinen Studien entsprechende ausführliche Darstellung.

Nach einer vollständigen und sehr übersichtlichen Aufzählung der Litteratur sagt er, dass „3 % Bichromatlösung, Flemmingsche Flüssigkeit und 1—2 % Sublimatlösung“ sich zur Konservierung vorzüglich bewährt habe. Zur Färbung schienen ihm die Anilinfarben und vor allem Rubin besonders geeignet.

„Was die erste Entwickelung des Glaskörpergewebes betrifft, so wissen wir ja aus der Entwickelungsgeschichte, dass es in Verbindung mit den eindringenden Blutgefässen entsteht; von Anfang an ist es aber so sparsam vorhanden, dass man kaum von einem von aussen her eindringenden Gewebe sprechen kann. Es entwickelt sich aber allmählich in der Umgebung der Gefässe, teils rings um den Stamm und die Äste der Arteria hyaloidea, also in dem Raum hinter der Linse und an ihren Seiten, teils auch nach aussen von den Vasa hyaloidea propria. Am letzteren Orte bildet sich nämlich eine dünne, streifig erscheinende Schicht, welche die genannten Gefässe immer mehr von der Retina entfernt. Bei verschiedenen Tieren herrschen aber auch in dieser Hinsicht verschiedene Verhältnisse.

In dem in dieser Weise in der Umgebung der Blutgefässe entstehenden Glaskörpergewebe liegen hier und da Zellen zerstreut, die teils rundlich, teils spindelförmig sind. Diese Zellen stehen oft mit den Blutgefässen in naher Verbindung. Bald sieht man sie enger mit der Gefässwand direkt zusammenhängen, bald schiessen sie kettenweise, ja sogar in strangartiger

Anordnung von derselben aus. Ein Teil dieser Zellen gehört offenbar zu den sich neu entwickelnden Blutgefässen; es ist sogar möglich, dass die meisten solcher Natur sind, da aber manche noch eine rundliche oder spindelförmige Gestalt haben und in dem Gewebe zerstreut liegen, so lässt es sich von vornherein nicht entscheiden, ob nicht ein Teil von ihnen dem Gewebe angehört und bei dessen Bildung eine Rolle spielt. Dies ist für die Entstehung des Glaskörpergewebes eine fundamentale Frage, welche nicht ohne weiteres entschieden werden kann."

Nachdem die Vasa hyaloidea propria verschwunden sind, erkennt man in dem streifig erscheinenden Gewebe noch immer zerstreut liegende, rundliche Zellen, die aber kein zusammenhängendes Zellnetz bilden, wie man bisweilen angenommen hat. Ihre unregelmässige Anordnung deutet nicht auf bestimmte Strukturverhältnisse hin. In weiten Partien des Gewebes sind aber auch keine Zellen zu sehen, so dass sie mehr den Eindruck zufälliger Elemente machen.

In späteren Stadien der Entwickelung sieht man im Centrum den Cloquetschen Kanal und darum das eigentliche Glaskörpergewebe, das durch eine verdichtete Grenzschicht, nicht durch eine Glashaut gegen ihn abgegrenzt ist. Das Gewebe in dem Kanal besteht beim Menschen und dem Kaninchen aus langen teilweise körnigen Fasern, die sich zahlreich überkreuzen und Maschen bilden. Das eigentliche Glaskörpergewebe besteht aus einem „äusserst intricatem Geflecht feinster Fasern, die sich in den verschiedensten Richtungen kreuzen, ohne eigentliche Netze zu bilden". In der Zwischensubstanz ist kein morphologischer Bestandteil zu sehen.

Zellen, die Leukocyten durchaus gleichen, sind hie und da zu finden.

Beim Menschen fallen in dem äusserst zierlichen Gerüst feine glänzende Kügelchen oder Körnchen auf, deren Natur nicht zu bestimmen ist. Sie sitzen nur an den Fasern, nie in der Zwischensubstanz.

Nach der Geburt ändert sich insofern das Bild, als die Fasern heller werden und sich schwerer färben lassen, und von Zeit zu Zeit verdichtete Stellen auftreten, die der gleichen, die an der Wand des Cloquetschen Kanals beschrieben wurde.

Solche Verdichtungen zeigen sich in einem Streifen, der neben dem Cloquetschen Trichter zur Gegend der Ora serrata hinzieht, an den peripherischen Teilen des Glaskörpers und in der vorderen Grenzschicht gegen den Petitschen Raum zu; endlich finden sich noch solche membranöse Verdichtungen, die sich vom vorderen Umfang des Glaskörpers ablösen, um in seine Substanz hineinzuziehen und sich dort zu verlieren.

Beim Menschen bleibt später von dem Gewebe in dem Cloquetschen Trichter sehr wenig übrig.

Beim Erwachsenen (30—45 Jahre alt) sind die zahlreichen feinen Fasern wiederzufinden; ob sie Netze bilden, oder ob nur Kreuzungen vorhanden sind, ist äusserst schwer zu bestimmen, indes ist letzteres sehr wahrscheinlich, da es beim Embryo erwiesen ist.

In dem genannten Alter ist namentlich hinter der Linse regelmässig eine Art Auflösung des Glaskörpergewebes zu finden, die darin besteht, dass die Fasern seltener und die Maschen grösser werden.

Auch über die viel diskutierte Frage, ob ausser der Gerüststruktur noch eine weitere Anordnung des Glaskörpergewebes zu erkennen sei, äussert sich Retzius. Er glaubt nicht, dass er nach Art einer Apfelsine oder Zwiebel gebaut sei, wie man annahm.

„Derartige Bauverhältnisse sind hier gewiss nicht zu finden," sagt er. Membranen giebt es im Glaskörpergewebe, aber nicht von der Art, wie man früher angenommen, und nicht in der regelmässigen Anordnung, wie man sie geschildert hat. Wenn man von der eigentlichen Hyaloidea absieht, giebt es am und im Glaskörper des menschlichen Auges keine anderen membranösen Gebilde, als Verdichtungen des gewöhnlichen Glaskörpergewebes. Diese membranösen Verdichtungen, von denen im jugendlichen Auge nur geringe Anlagen nachweisbar sind, treten später, vor allem in dem mittleren Alter, in gewissen Partien des Auges deutlich und oft reichlich hervor, ohne aber eine bestimmte Regelmässigkeit darzubieten. Diese Partien gehören dem seitlichen und vorderen Anfang des Auges an."

Dem gegenüber seien gleich die jüngst erschienenen sehr interessanten klinischen Beobachtungen von Eversbusch (39) erwähnt. Er beobachtete nämlich bei einem 16jährigen Patienten, der bei einem Unglücksfall einen starken Schlag gegen ein Auge und das Gesicht bekam, unter anderen bemerkenswerten Veränderungen folgendes: der Glaskörper war im allgemeinen klar und durchsichtig und frei von geformten und beweglichen Trübungen. Nur in seiner Achse etwas nach unten und innen von ihr lag ein eigentümliches Gebilde von zarter blaugrauer Farbe, unregelmässig längs oval gestaltet, das den Eindruck einer frontal gestellten Platte machte. Von den Rändern der Platte strahlten in überraschend regelmässiger radiärer Anordnung zahlreiche ungleich lange Fortsätze aus. In ihrem Ursprung nicht immer ganz scharf begrenzt, sondern am Rand jener Platte zumeist etwas verschwommen erscheinend und annähernd spitz keilförmig gestaltet, wurden diese Fortsätze in ihrem Verlauf gegen die Peripherie zu immer schmaler, um schliesslich haarförmig sich verjüngend in Gestalt sehr scharf begrenzter gerader Linien zu endigen.

In epikritischen Bemerkungen giebt Eversbusch seine Auffassung dieses merkwürdigen Befundes. Die Platte mit den Fortsätzen kann nur

als bindegewebignarbig veränderter Rest einer Blutung gedeutet werden, welche in dem mittleren, bezw. vorderen Abschnitt des Glaskörperkanales stattgefunden und von hier aus sich sehr langsam in strahlenartiger Ausbreitung gegen die Rindenteile des Glaskörpers ergossen hatte, ohne indessen die normalen, anatomisch präformierten Gewebsspalten und Lücken im Glaskörper erheblicher verletzt oder durchbrochen zu haben. Man muss ferner Eversbusch durchaus beistimmen, wenn er sagt, dass die Ausstrahlungen dieser Glaskörpertrübung, und vielleicht auch diese selbst, gleichsam einen Ausguss des Glaskörpercentrums, beziehungsweise der daran sich anschliessenden Glaskörperlymphspalten darstellen, und zwar in einer Schärfe und Genauigkeit der Begrenzung, wie es bisher weder die feineren anatomischen Untersuchungen noch auch das Experiment festzustellen vermochten. Dieser Befund bestätigt also die älteren Angaben von Hannover und von Hans Virchow. Dass die Narbe weder an die Retinalfläche noch an die Linsenfläche reicht, spricht nicht etwa dagegen, dass sie in den Cloquetschen Kanal erfolgt ist, der wie die Untersuchungen auch von Retzius erwiesen haben, häufig nur noch in der Mitte seines Verlaufes einigermassen sicher zu finden ist.

Nach den Angaben von Eversbusch, die gewiss einen sehr wichtigen Beitrag zur Anatomie des Glaskörpers geben und die bei anatomischen Untersuchungen fernerhin zu berücksichtigen sein werden, kann man wohl, wenn man überhaupt den schematischen, groben Vergleich aufrecht erhalten will, sagen, dass der Glaskörper apfelsinenartig gebaut ist.

Dies ist eine gewiss nicht uninteressante Übereinstimmung mit dem Bau der Linse nach den Untersuchungen von Rabl, bei der doch auch die Radiarlamellen das Strukturbild beherrschen.

Retzius beschäftigt sich dann weiter mit der Membrana hyaloides des Glaskörpers, einem Gebilde, das bekanntlich vielfach umstritten ist. Er sagt, dass es schwer zu verstehen sei, wenn es Forscher giebt, welche ihre Existenz noch leugnen, da sie an jedem vorsichtig herausgenommenen Glaskörper makro- wie mikroskopisch als dünne, auffallend wiederstandsfähige, strukturlose Haut, mit ihren an der Innenfläche sitzenden Zellen zu erkennen ist.

Sie gehört, wie wir nach den Untersuchungen von O. Schultze wissen, genetisch zur Retina; Retzius will sie aber morphologisch von von Limitans interna getrennt wissen, da sie mit dem Glaskörpergewebe untrennbar verbunden ist.

Von besonderer Wichtigkeit ist ihr Verhalten im vorderen Teil des Auges. Sie geht, wie Retzius nun bestimmt nachgewiesen hat, ohne sich zu spalten als Glashaut der Pars ciliaris retinae nach vorn weiter. „Es

stülpt sich also keineswegs ein Blatt der Hyaloidea als vordere Begrenzung des Glaskörpers gegen den Canalis Petiti nach innen hin in die Fossa patellaris hinein." Diese vordere Grenzhaut besteht aus allerdings sehr eng zusammengepackten Fasern, die am Rande der Fossa lentis umbiegend sich in das Glaskörpergewebe verlieren. Am hinteren Pol der Linse liegt sogar das nicht verdichtete Glaskörpergewebe der Linsenkapsel ohne eigentliche Grenzschicht dicht an.

Die vorderen Abschnitte der Membrana hyaloides, die nach Beschreibungen von Petit gefältelt oder ausgeschweift sein sollen, hat Campos (27) beim Menschen neu untersucht. Die in der vorderen Halbkugel des Auges gelegenen Teile dieser Membran sind nämlich durch feine Fasern oder Ligamente, die meist aus zwei spiralig um einandergedrehten Fibrillen bestehen, mit den Spitzen der Processus ciliares verbunden; dadurch soll die Fältelung oder der aspect gadronné dieses Teiles der Membrana hyaloides entstehen. Diese Bänder nennt Campos „Ligaments cordiformes". Mit den Zonulafasern haben sie nichts zu thun. Erstaunlich undeutliche Abbildungen sind dem Aufsatze beigegeben.

Über die mit dem Glaskörpergewebe oft zusammen genannte Zonula ciliaris giebt Retzius auch einige Befunde an, die aber hier nicht weiter berücksichtigt werden sollen, zumal da eine noch eingehendere Schilderung in Aussicht gestellt wird.

Dagegen hat sich Terrien (151) mit der Struktur und dem Studium des Ursprunges der Zonula ciliaris beschäftigt. Er stellt bestimmt in Abrede, dass sie mit dem Glaskörper genetisch irgendwie in Zusammenhang stände. Insofern gehörte eigentlich ihre Besprechung nicht hierher, aber da wir nun einmal diese Gebilde bei der vorhergehenden Arbeit erwähnt haben, mag die Schilderung des französischen Autors hier Platz finden, da wir sonst doch nicht so bald Gelegenheit finden, darauf zurückzukommen.

An der Pars ciliaris retinae werden die beiden bekannten Schichten unterschieden: die äussere ist die Fortsetzung der Pigmentschicht, während die innere eine Fortsetzung der äusseren gangliösen Schicht sein soll, wie dies namentlich beim Fötus deutlich nachgewiesen werden kann. Die Glashaut der Chorioides trennt diese Schichten von dem Bindegewebe, eine besondere Membrana limitans interna existiert nicht. Nur da, wo keine Zonulafasern sind, bemerkt man, dass, wie auch sonst in der Retina, sich die verbreiterten basalen Enden den Stützfasern aneinander legen und so eine Grenzlage zu bilden scheinen.

Zonulafasern, die aus dem Glaskörper kommen, giebt es nicht, sondern man bemerkt, dass diese Fasern, sobald sie nahe an die hellen Zellen der Pars ciliaris retinae herangekommen sind, sich zu einem Pinsel auf-

fasern; jede der so entstandenen feinen Fibrillen geht durch einen Zwischenraum zweier benachbarter Epithelzellen hindurch, bohrt sich durch die Pigmentlage, und setzt sich an der inneren Seite der Glashaut der Chorioides an, wo sich die Anheftungsstelle durch kleine Erhebungen markiert. Die Zonulafasern gleichen so den Stützfasern der Retina, nur dass sie nicht an der sogenannten Membrana limitans interna verbreitert endigen, sondern bis zur Linse hin verlängert sind, um sich dort an ihrer Kapsel anzuheften; sie sind also fadenförmig verlängerte Müllersche Fasern.

Entwickelungsgeschichtlich hat Terrieu diese Umgestaltung noch nicht mit aller Sicherheit verfolgen können, aber doch manche Einzelheiten in dieser Hinsicht beobachtet, die für seine Annahme sprechen. Er hält die Zonulafasern also für Abkömmlinge des Ektoderms, wie die Retina selbst. Damit wäre wohl die oben erwähnte Beobachtung von Agababow in Übereinstimmung zu bringen, der an ihnen die Reaktion von Neuroglia nach der Weigertschen Methode gefunden hat.

Terrien (152) hat sich dann darüber orientiert, wie lange nach der Geburt beim Menschen noch die Glaskörperarterie, oder Reste von ihr zu bemerken sind. Alle von ihm untersuchten Kinderaugen vom Neugeborenen bis zum 13 Monate alten zeigen deutliche Überbleibsel der Arterie an der Papilla n. o. mehr oder weniger weit in den Glaskörper hineinragend.

Mitunter ist ein Lumen noch vorhanden, meist ist es aber von Zellen gefüllt. Eine peripherische amorphe Hülle, unter der noch einzelne glatte Muskelfasern zu sehen sind, deutet auf den allmählichen Schwund dieses Gebildes[1]).

Die Arbeit von Cirincione (28, 29) mag hier besprochen werden, da seine Schlussfolgerungen hauptsächlich für die Entwickelung des Glaskörpers von Wichtigkeit sind.

Als Capsula perilenticularis bezeichnet er die Hülle, von der bei Säugetieren die Linse, nachdem sie sich schon vom Ektoderm abgelöst hat, umgeben wird. Zuerst beschäftigt sich der Autor mit der Frage, ob die primären Augenblasen lateralwärts sich in direkter Berührung mit dem Ektoderm befinden, oder von ihm durch eine mehr oder weniger dicke Schicht von Mesoderm geschieden sind. Dieser Umstand hat deswegen morphologisches Interesse, weil er als Unterscheidungsmerkmal für die Augenentwickelung der Säugetiere von der bei Vögeln, Reptilien, Amphibien und Fischen aufgestellt ist.

Cirincione findet nun, dass beim Menschen und den Säugetieren

---

[1]) Bei Tieren sind derartige Reste häufig und lange Jahre des Lebens hindurch zu finden. Vergl. darüber die ausführliche Arbeit von Nicolas (102).



konstant diese mesodermale Zwischenschicht vorhanden ist, so lange das Ektoderm sich noch nicht zur Linsenanlage verdickt hat. Allmählich schwindet aber diese Schicht, indem die Mesodermmassen nach den Seiten zurückweichen, und endlich berührt die Augenblase das Ektoderm, ohne dass eine Spur von Mesoderm dazwischen ist.

So wird es bei der nun folgenden Einstülpung der Linse unmöglich, dass Mesoderm zugleich mit eingestülpt wird, und dass dann Mesoderm auf diese Weise zwischen Linse und innerer Wand des Linsenbechers zu liegen kommt. So stimmt diese erste Entwickelung des Auges der Säugetiere mit der aller übrigen Vertebraten überein, da für letztere diese Thatsache als erwiesen gelten kann.

Bei allen Tieren existiert also ein Zeitpunkt, wo kein Mesoderm hinter der Linse liegt. Das Mesoderm, das wir später hinter der Linse finden, muss dann also bei den Säugetieren ebenso wie bei den übrigen Wirbeltieren durch weitere Einstülpung dorthin gelangen. Granulierte, oder auch homogene Substanz, die man vor diesem Einwachsen hinter der Linse findet, ist kein Mesoblast, sondern nichts anderes, als eine mehr oder weniger reichliche, verdickte Flüssigkeit, deren Bestimmung es ist, den Hohlraum, welcher sich zwischen der distalen Wand der Augenblase und der hinteren Linsenfläche infolge der fortschreitenden Einstülpung bildet, auszufüllen.

Die Capsula perilenticularis bildet sich des näheren so, dass ein Mesodermzapfen durch die Augenspalte eindringt, und zwar zwischen dem hinteren Ende des Augenbechers und der hinteren unteren Fläche der Linse. Dieser Zapfen nimmt zuerst von unten nach oben die vertikale Achse der Augenbecherhöhle ein, und schreitet dann langsam gegen die Wölbung eben dieses Bechers zwischen Linse und Augenblasenwand vor, ohne sich seitlich auszudehnen. Wenn er die Wölbung des Bechers erreicht hat, entsendet er nach rechts und nach links eine äusserst feine Verlängerung, die mit dem äusseren perivesikulären Mesoderm in Verbindung tritt.

Allmählich wird dann die ganze Linse von jener Mesodermhülle umgeben, die Capsula perilenticularis genannt wurde.

Cirincione schliesst dann seine Ausführungen damit, dass er sagt: „Vorausgesetzt, dass meine Auseinandersetzungen richtig sind, so wird es jedem klar, dass die Theorie von der Entstehung des Glaskörpers der Säugetiere, die heute von allen Embryologen (mit Ausnahme Kesslers, der glaubt, dass der Glaskörper ein Transsudat sei) verfochten wird, und die in die Worte Lieberkühns zusammengefasst wird, „dass der Glaskörper als modifiziertes subkutanes Bindegewebe aufgefasst werden könne,

vollständig fallen muss". Referent muss gestehen, dass er selbst nicht vollständig davon überzeugt ist, dass diese Gründe zwingend sind, vor allem da er vollständige Klarheit über alle in Frage stehende Punkte in der Arbeit vermisst.

Die interessante, jedem Leser sich sofort aufdrängende Frage, wie sich denn Cirincione die Entstehung des Glaskörpers denke, wird späteren Untersuchungen zur Beantwortung vorbehalten.

Auch Tornatola (154), der die Entwickelung des Glaskörpers untersucht hat, findet, was in der That berechtigt ist, dass die bisher aufgestellten Theorien seiner Entstehung unbefriedigend sind, und stellt eine sehr eigenartige und überraschende neue Ansicht auf.

Er stellte seine Untersuchungen an Embryonen vom Huhn und von einigen Säugetieren an, die in Sublimat (Sublimat 3, Meerwasser 3, Eisessig 2 Teile) konserviert waren.

Die Beobachtung von Hühnerembryonen zeigte eine verdickte, membranartige Bildung an der äusseren Peripherie des Glaskörpers, die aber durch die Vereinigung von äusserst feinen Fasern entsteht, die sich von Retinalzellen ablösen, und, indem von der Retina neue Fasern gebildet werden, allmählich in den Glaskörper zu liegen kommen. Diese Membran ist also keine Membrana hyaloides, die bei Hühnerembryonen überhaupt fehlt, denn der Glaskörper liegt in direkter Berührung mit der Retina. So will Tornatola einen kontinuierlichen Zusammenhang von dem Protoplasma der Retinalzellen mit dem Gewebe des Glaskörpers nachgewiesen haben.

Bei Säugetieren hat er ähnliche Bilder gesehen; er leugnet auch bei diesen Embryonen die Membrana hyaloides, die nach seiner Auffassung wahrscheinlich — genauere Untersuchungen behält er sich vor — im erwachsenen Auge nicht vorhanden ist.

Zellen, die er im embryonalen Glaskörper gefunden hat, hält er meist für Leukocyten, aber auch für Zellen der Retina, die (post mortem?) frei geworden sind. Auch Trümmer der genannten Zellarten hat er finden können.

Sonstige mesodermale Zellen sind nur zur Bildung der zahlreichen fötalen Gefässe bestimmt und haben mit dem Glaskörpergewebe absolut nichts zu thun.

Er hält somit das Glaskörpergewebe für ein Sekretionsprodukt der Retinalzellen, die seine protoplasmatischen Fäden liefern. Aber nicht von allen Zellen der Retina. Denn er glaubt, dass nicht nur bei den niederen Tieren (Wirbellosen) die von Kleinenberg, Carrière und Grenacher beschriebenen „einzelligen Glaskörperdrüsen" in der Retina neben den

lichtempfindenden Zellen zu finden sind, sondern auch bei den Wirbeltieren. Die Beweise dieses Ausspruches, die also vor allem in dem Studium der Histogenese der Retina zu finden sein werden, behält sich Tornatola für spätere Untersuchungen vor.

Er hält den Glaskörper also für ein eigenartiges Gewebe, dem keine spezifischen Zellen zukommen, und würde es unter die Kategorie der von Hansen und Emery beschriebenen „Ausfüllungssubstanz" oder tessuto di secrezione einreihen.

So haben wir also augenblicklich drei verschiedene Möglichkeiten der Erklärung der Entwickelung des Glaskörpers:

1. Umwandlung von Mesodermgewebe.
2. Transsudat.
3. Produkt der Retinazellen. Ektodermale Abkunft[1]).

Wenden wir uns nun zur Besprechung der Hilfsapparate des Auges, zunächst des **Thränenapparates.**

Die bekannte Thatsache, dass Neugeborene nicht weinen können, hat schon mehrfach Veranlassung gegeben, die Drüse histologisch zu untersuchen. Kirchstein (81) fand, dass die Drüse $^1/_4$—$^1/_3$ so gross ist, wie die des Erwachsenen, während die Orbita $^1/_2$—$^1/_3$ der Grösse des Erwachsenen hat. Sie soll zugleich einen „fötalen Zustand" besitzen, in dem die Drüsenschläuche relativ geradlinig und wenig verästelt verlaufen, und durch ziemlich breite Zwischenräume voneinander getrennt sind. Die Epithelzellen sollen nicht von denen des Erwachsenen unterschieden sein. Axenfeld (10) wies jedoch nach, dass auch die Epithelien verschieden sind. Beim Erwachsenen ist das Protoplasma stärker gekörnt und dunkler, „ein Zustand, der für eine Sekretion als charakteristisch angesehen wird". Beim Neugeborenen ist das Protoplasma erheblich heller, die Abgrenzung der Zellen deutlicher, wenn auch eine mässige Körnelung vorhanden ist. Axenfeld fand ferner, dass beim Neugeborenen lymphoides Gewebe in dem interstitiellen Bindegewebe nicht vorhanden ist, während es beim Erwachsenen zu finden ist, ja sogar mit zunehmendem Alter stetig an Ausdehnung gewinnt. Dieser letztere Umstand kann aber mit dem Secernieren oder Nichtsecernieren der Drüse kaum zusammenhängen, weil er bei anderen Drüsen auch nachzuweisen ist, die dauernd secernieren.

Die Gefässe der kindlichen Drüse scheinen sich nicht von denen der Erwachsenen zu unterscheiden. Der Nervus lacrymalis ist markhaltig, aber es können die centralen Bahnen immerhin noch nicht entwickelt sein, was allerdings anatomisch nicht nachzuweisen ist, da wir die Bahnen ihrer

[1]) Für die Zusammengehörigkeit von Retina zonula und Glaskörper, spricht sich auch Rabl aus (110a).

Lage nach nicht kennen. Diesen Punkt hält Axenfeld für den wichtigsten in der ganzen Frage, da die histologische Beschaffenheit der Drüse nicht erweist, dass sie sekretionsunfähig ist.

Dass die Drüse beim Kinde überhaupt nicht secerniert, ist nach der Ansicht des Referenten unwahrscheinlich, denn es muss doch die zur Anfeuchtung des Conjuctivalsackes nötige Flüssigkeit geliefert werden.

Endlich weist Axenfeld auf die interessante descendenztheoretische Bedeutung der Thatsache hin, dass der Mensch weint, während kein Tier weinen kann, eine Thatsache, die auch Darwin schwer erklärbar war. Wenn man aber bedenkt, dass das Weinen doch mehr eine nebensächliche Erscheinung der psychischen Erregung ist, so sollte man in dieser übermässigen Sekretion der Thränendrüse nicht die Schwierigkeit der Erklärung suchen, sondern vor allem in den psychischen Vorgängen selbst. Diese wirken doch nicht nur auf den Nervus lacrymalis, sondern auch noch auf viele andere Nerven, wie die Begleiterscheinungen namentlich des heftigen Weinens lehren.

Es ist dann auch in allerjüngster Zeit eine Entgegnung auf diese Angaben erfolgt von de Wecker (166), der ein „offenes Sendschreiben" an Axenfeld geschickt hat, und zunächst darauf aufmerksam macht, dass oft genug bei Neugeborenen die Augen thränen bei Verschluss des Thränenkanales. Da könnte allerdings wohl angeführt werden, dass durch Affektion der Nasenschleimhaut die den Verschluss bedingt, ein Reiz gegeben ist, der die Sekretion der Drüse frühzeitig anregt; ebenso bei dem Fall von Thränen des Kinderauges bei einem ganz leichten Conjunctivalkatarrh könnte dieser die Funktion der Drüse beeinflusst haben. Unter den weiteren Angaben Weckers ist die wohl neu, jedenfalls eigenartig, dass nämlich von den beiden Drüsen des menschlichen Auges, die „Orbitaldrüse" mit der Thränendrüse der nicht weinenden Tiere übereinstimmt, indem sie nur zur Befeuchtung des Auges, zur Desinfektion dient, während die „Palpebraldrüse" die eigentliche „Gefühlsdrüse" ist, die dem Menschen allein eigentümlich, durch psychische Einflüsse zum secernieren gebracht wird, wie die operative Entfernung der betreffenden Drüse beweisen soll: Das Rührungsweinen unterbleibt an dem Auge, dem die Palpebraldrüse genommen ist!

Auf die weiteren Erörterungen des psychischen Weinens soll hier nicht weiter eingegangen werden. Es mag nur noch hervorgehoben sein, dass der Autor die Äusserung Axenfelds über die Bedeutung des lymphoiden Gewebes wohl missverstanden hat.

Die Thränendrüse und ihr Sekret hat Lutz (94) bei Haussäugetieren untersucht und fast immer Fetttröpfchen in der Thränenflüssigkeit und in

den Drüsenzellen gefunden. Nur beim Schweine war sie wie eine Schleimdrüse gebaut, Fett war nicht in ihr zu finden. Beim Hunde kommen neben deutlichen serösen Acini, die auch Fett enthalten, weitere und grössere Drüsenendstücke vor, die von hellen, hohen Epithelzellen ausgekleidet sind.

Die viel diskutierte Frage nach der Innervation der Thränendrüse wird von Campos (26) nach klinischen und experimentellen Erfahrungen dahin beantwortet, dass

1. der Nervus lacrymalis viele sekretorische Fasern unabhängig vom Facialis enthält;

2. der Ramus orbitalis vom Nervus maxillaris Trigemini ebenfalls sekretorische Fasern enthält, die vom Facialis stammen;

3. vom Sympathicus aus kein Einfluss auf die Sekretion der Drüse erkennbar ist;

4. bei Lähmungen des Facialis unter gleichzeitiger Lähmung des Nervus petrosus superficialis major weder reflektorisch noch durch direkte Reizung eine Sekretion der Drüse zu erzielen ist.

Beim Studium der Thränensackblennorrhoe hat Joerss (77) sich auch mit der normalen Anatomie der ableitenden Thränenwege befasst.

Eine Frage hat längere Zeit hindurch die Autoren beschäftigt, nämlich die, ob im Thränensacke echte Drüsen vorkämen oder nicht.

Joerss fand im Fundus des Thränensackes eine Art von Drüsen, die er dem färberischen Verhalten nach für Eiweiss- oder seröse Drüsen halten muss und die er den Krauseschen Drüsen der Conjunctiva vergleicht. Sie sind relativ kleine Gebilde, die mit blossem Auge eben noch zu erkennen sind. Mit verhältnissmäsig breitem Ausführungsgang münden sie in kryptenartigen Einsenkungen der Schleimhaut. Dieser Gang teilt sich nur wenige Male, um dann gleich in die Endstücke der Drüsen überzugehen. Ihrem Bau nach kann man sie als Kombination von tubulösem und acinösem Typus bezeichnen. Das Protoplasma der Zellen ist gekörnt, der Kern liegt nach dem Lumen zu. Wenn sie nicht regelmässig in menschlichem Material gefunden werden, dann kann das daran liegen, dass sie während der häufigen Entzündungen des Thränensackes zu Grunde gegangen sind.

Schleimdrüsen kommen im Verlauf des Thränenkanales nicht vor, nur bei seiner Einmündung in die Nase sind sie zu finden. Dort gehören sie aber wohl der Nasenschleimhaut an.

Die Entwickelung der Thränenwege ist neuerdings von Cosmettatos (32) beim Schweine, Kaninchen und Menschen untersucht worden.

Seine Resultate, die die Angaben früherer Untersucher bestätigen, seien hier angegeben.

Die Thränenwege entwickeln sich bei den Säugetieren und beim Menschen von der Proliferation von Zellen aus, die den Grund der Thränenrinne in der ganzen Länge ihres Verlaufes auskleiden. Aus der Proliferation wird ein solider Spross, der bald die Verbindung mit dem Muttergewebe aufgiebt, und dann ein Lumen erhält.

Der obere äussere Abschnitt des Kanals wird zum unteren Thränenkanälchen, das also nur seine Fortsetzung darstellt.

Das obere Thränenkanälchen geht beim Schweine aus einer Knospe hervor, die vom oberen Ende des ursprünglichen Kanales, da wo er mit dem Epithel der Oberfläche zusammenhängt, entspringt, und die sich mit dem freien Rande des oberen Lides in Verbindung setzt.

Beim Kaninchen bestehen von Anfang an zwei Thränenkanälchen.

Beim Menschen bekommen die Thränenwege im dritten Monat des Fötallebens ein Lumen. Es erscheint zuerst im oberen Abschnitt und schreitet dann von oben nach unten fort. Kurz vor der Geburt ist die Entwickelung beendet.

Die Caruncula lacrymalis ist eine Knospenbildung, die vom freien Rande des unteren Augenlides entsteht; sie vereinigt sich dann mit dem oberen Lide und bildet sich in ähnlicher Weise, wie die Lider selbst. Später giebt sie dann die Verbindung mit den Lidern auf.

Die angeborenen Missbildungen der Thränenwege sucht Nielsen (103) auf embryologische Thatsachen zurückzuführen. Er unterscheidet die Missbildungen in

a) Annomalies par excès,
b) Annomalies par défaut.

Erstere entstehen durch eine Kanalisation der vorhin beschriebenen epithelialen Spross- und Knospenbildungen, die die normale Grenze überschreitet, letztere durch Entwickelungshemmung.

Nielsen glaubt, dass durch sorgfältige Beobachtungen der Entwickelungsgeschichte alle publizierten Arten von Missbildungen der Thränenwege erklärt werden können.

In ähnlicher Weise erklärt Cabannes die von ihm beobachteten Anomalien der Thränenkanälchen und Thränenpunkte.

Nach den Angaben von Lor (93) scheint in der Anatomie der Drüsen der Orbita des Kaninchens eine erstaunliche Verwirrung zu herrschen.

Lor unterscheidet zunächst tiefgelegene Drüsen (Hardersche Drüse) und Glandula infraorbitalis (Krause).

Die Krausesche Drüse ist eine muköse Drüse und entspricht der Orbitadrüse des Hundes. In der Anatomie des Kaninchen von Krause ist jedoch in einer Abbildung als infraorbitale Drüse der vordere Abschnitt eines absolut anderen Organes, nämlich der unteren Thränendrüse bezeichnet, ein Irrtum, der immer wiederholt worden ist.

So zum Beispiel hat auch Löwenthal (92) in einer neueren Arbeit diesen Irrtum begangen.

Die Hardersche Drüse ist eine Glandula sebacea.

Die oberflächlichen Drüsen sind zwei Thränendrüsen.

Das isolierte Läppchen, das im Foramen temporale liegt, gehört nach Lor der unteren Thränendrüse an, nicht wie Krause meint der oberen.

Dieses Läppchen hat Löwenthal von neuem entdeckt.

Die untere Thränendrüse ist nun die, die Lor neu beschrieben hat, die allerdings schon Cuvier gesehen hatte. Diese Kenntnis ist aber zum Teil durch die obengenannten Irrtümer wieder verloren gegangen. Ihr Ausführungsgang ist im Gegensatz zu der oberen Drüse leicht sondierbar, was für physiologische Experimente gewiss von Bedeutung ist.

Man findet sie leicht, wenn man am inneren Augenwinkel in der Höhe des Os zygomaticum an die untere Seite des Auges geht.

Auch Lutz (94) hatte sich zur Aufgabe gemacht diese und ähnliche Drüsen bei den Haussäugetieren zu untersuchen. Er kommt zu folgenden Schlüssen.

Die sogenannte Hardersche Drüse und die Nickhautdrüse sind nicht identische Begriffe, denn man hat unter ersterer die zu verstehen, die mehr oder weniger getrennt von der Nickhautdrüse dicht hinter ihr gelagert ist.

Beim Rinde ist nur die Andeutung einer Harderschen Drüse vorhanden. Diese ist beim Schweine gut ausgebildet und in einen Blutsinus eingeschlossen, der dem Plexus orbitalis angehört.

Das Sekret ist auch bei Nichtnagern deutlich fetthaltig. Lutz bezeichnet sie als fettig-seröse Drüse.

Als Bezeichnungen will er Pars anterior und Pars posterior Glandulae membranae nictitantis für die Nickhautdrüse und die Hardersche Drüse eingeführt wissen, weil bei niederen Tieren namentlich die Trennung beider Teile nicht oder nur unvollständig durchgeführt ist.

Die Angaben von Theodoroff (153) sollen dazu dienen, alte der Vergessenheit anheimgefallene Befunde wieder aufzufrischen. Er bestätigt die von Manz in der Conjunctiva gefundenen Talgdrüsen sowohl bei Erwachsenen wie bei Kindern. Sie sind unregelmässig verteilt, liegen aber meist paarweise in allen Teilen der Conjunctiva; am zahlreichsten in der

Tarsalbindehaut, die wenigsten in der Nähe des Hornhautrandes. Jedes Lid besitzt 18—30 Drüsen. Sie bestehen aus einem kleinen sackartigen Balg, der von Cylinderepithel ausgekleidet ist. Mit eingeschnürtem Hals mündet der Ausführungsgang an der Oberfläche. Niemals zu verwechseln sind sie mit den Henleschen Drüsen, die Verfasser ebenfalls gefunden hat.

Über die Anatomie der Lider ist wenig neues zu berichten, nur das Epithel des Conjunctivalsackes sei besprochen, dem Pfitzner (108) eine eingehende theoretische und vergleichend anatomische Untersuchung gewidmet hat. Er unterscheidet Conjunctiva corneae, C. palpebrarum und C. fornicis; unter letzterer versteht er die ganze Conjunctiva vom Cornearand bis zum Tarsusrand.

Das Conjunctivalepithel ist wie bekannt ein mehrschichtiges mit gestricheltem Cuticularsaum an den oberflächlichen Zellen und mit hellen, bläschenartigen Zellen mit schleimartigem Inhalt. Becherzellen sie zu nennen, hält Pfitzner für unzweckmässig, da sie stets durch eine Schicht Cuticularzellen von der Oberfläche getrennt bleiben. Er nennt sie Leydigsche Zellen, da dieser Autor in der Epidermis der Fische und der Amphibienlarven genau dieselben Zellsorten beschrieben hat. Ihre Funktion ist rätselhaft, jedenfalls sind es aber normale Bildungen. Beim Erwachsenen vermehren sie sich höchstens durch Teilung, nie durch Umwandlung.

Von Bedeutung ist ferner die vergleichend anatomische Zusammenstellung, die hier wiedergegeben sein mag.

Die Epidermis ist bei Fischen und Amphibienlarven durch einen gestrichelten Cuticularsaum abgeschlossen und im Besitz von Leydigschen Zellen. Beim erwachsenen Amphibium finden wir ein einschichtiges Stratum corneum aus verschmolzenen Zellen gebildet. Leydigsche Zellen sind verschwunden. Bei den Amnioten finden wir ein vielschichtiges Stratum corneum, dessen Zellen mit einander verbunden, aber nicht verschmolzen sind.

Das Epithel der Conjunctiva corneae zeigt beim Fisch und der Amphibienlarve genau denselben Bau wie die Epidermis; nur sind keine Leydigschen Zellen zur Entwickelung gekommen. Beim erwachsenen Salamander ist es zweischichtig, beim Triton dreischichtig, die oberste Lage trägt einen deutlichen Cuticularsaum. Beim erwachsenen Frosch ist es dreischichtig; die oberste Schicht ist ein echtes Stratum corneum: in Einzelheiten aber verschieden von dem Stratum corneum der Epidermis.

Beim Säugetier hat sich ein vielschichtiges Stratum corneum gebildet, jedoch ist die Verhornung viel weniger intensiv als bei der Epidermis. Die Reihe der Intensität der Verhornung wird folgendermassen aufzustellen sein: Epidermis, Schleimhaut der Mundhöhle, Schleimhaut der Vagina, Schleimhaut des Ösophagus, Conjunctiva corneae.

Die Conjunctiva fornicis zeigt bei der Amphibienlarve denselben Bau wie die Epidermis; genau ebenso ist es beim erwachsenen Amphibium (Salamander, Triton, Frosch), derselbe Bau findet sich bei den Säugetieren bis zum Menschen: mehrschichtiges Epithel mit gestricheltem Cuticularsaum und Leydigschen Zellen, also die ausgesprochenste Fischepidermis.

Es folgen also die Umwandlungen des Cornealepithels denen des Hautepithels langsam und zögernd nach und holen sie niemals ganz ein, während das Conjunctivalepithel ganz stehen bleibt.

Die Entwickelung der **Augenmuskulatur** hat Reuter (119) am Schwein eingehend unter Benutzung von Plattenmodellen, die nach der Bornschen Methode hergestellt worden waren, untersucht.

Der jüngste Embryo, der ihm zur Verfügung stand (22 Tage alt) zeigte bereits deutlich die allererste Anlage der Augenmuskulatur mit den zugehörigen Nerven. Von einer Kaumuskelanlage war zu dieser Zeit noch nichts zu sehen. Die Anlage hat die Form eines etwas dicken, gestielten Halbmondes, zu dem Stiel geht der Nervus abducens von hinten her, der Nervus oculomotorius kommt von oben her zu der Anlage hin. Die beiden Schenkel des Halbmondes umfassen den Stiel der Augenblase. Der Nervus trochlearis erreicht die Muskelanlage noch nicht; erst später setzt er sich mit der obersten Spitze des Halbmondes in Verbindung. Im weiteren Verlauf der Entwickelung wandert die Muskulaturanlage nach vorn gegen den Nervus opticus hin und verliert den hinteren Schenkel (Stiel), der von der Vena jugularis, die der Anlage dicht benachbart ist, nach vorn zusammengedrängt wird. Die beiden noch vorhandenen Schenkel schliessen sich zu einem Ring, der dann allmählich Becherform annimmt und die Augenanlage umgiebt. Es entstehen nun blätterartige Ausläufer, die zum Bulbus hinragen, die den späteren Muskeln entsprechen. Zuerst bilden sich die Musculi recti und obliqui. Die Trennung der einzelnen Muskel schreitet vom Bulbus gegen den Grund der Orbita hin fort, indem das zwischen den einzelnen Ausläufern befindliche Bindegewebe trennend in die Muskelmasse hineinwächst. Ehe dies vollkommen geschehen ist, spaltet sich sekundär von den Musculi recti der innere Mantel des Kelches ab und wird zum Musculus retractor bulbi. Durch Abspaltung am medialen Rande des M. rectus superior entsteht der Musculus levator palpebrae zuletzt von allen Augenmuskeln, deren Entwickelung damit einen gewissen Abschluss erhält.

Recht interessant sind die Angaben Reuters über die Entwickelung des Ganglion ciliare, das nach den Angaben von His an der Stelle zu suchen war, wo in Wirklichkeit die Anlage des Musculus obliquus superior liegt. Zu der Zeit ist aber noch gar kein Ganglion ciliare zu finden, das

bildet sich beträchtlich später in der Bahn des Nervus oculomotorius aus. Es liegt bei His also wohl eine Verwechselung des Ganglion mit der Muskulaturanlage vor. Neuerdings hat Keibel (79) auch beim Menschen genau dieselbe Angabe gemacht, auch er hält das frühzeitig vorhandene Gebilde für Augenmuskulatur und nicht für ein Ganglion.

Der vergleichend-anatomische Befund, dass bei Selachiern sich die Augenmuskel aus drei Myotomen entwickeln, hat vielleicht einige Bedeutung für die von Reuter festgestellte Thatsache, dass den drei von den verschiedenen Nerven versorgten Bezirken der ersten Anlage der Augenmuskulatur insofern eine gewisse Selbständigkeit nicht abzusprechen ist, als der Autor beobachtet hat, dass sich die Anlage des M. obliquus superior mit ihrem N. trochlearis später entwickelt als die Anlage der übrigen Augenmuskeln, und dass selbst die Anlage des M. rectus lateralis im ersten Stadium durch eine kaum noch erkennbare Einschnürung eine gewisse vielleicht auch zeitliche Unabhängigkeit vermuten lässt.

Über einige Punkte **der Entwickelung des menschlichen Auges im allgemeinen** und seine Beziehungen zur Orbita geben Untersuchungen von Deyl (33) Strahl (146) und Henckel (60, 61) Auskunft.

Vossius (160) hatte vor einer Reihe von Jahren die Behauptung aufgestellt, dass im Laufe der Entwickelung der Bulbus des Menschen eine Rotation um seine Längsachse um ungefähr 90° mache. Er schloss dies erstens aus der Lage der Eintrittsstelle der Gefässe in den Sehnerven, die ursprünglich unten medial erfolge, beim erwachsenen Menschen aber lateral liege; zweitens daraus, dass eine Lageveränderung der Augenmuskeln in der Art stattfände, dass der Musculus rectus superior ursprünglich lateral vom Musculus levator palpebrae superioris läge und sich erst im Laufe der Entwickelung unter diesen herunterschiebe, und drittens daraus, dass er im Opticusstamm einen spiralen Verlauf der Nervenfaserbündel sah.

Deyl wies nun nach, dass bei allen von ihm untersuchten Augen die Arteria centralis retinae unten medial eintritt, da wo beim Fötus die Augenspalte liegt, und da, wo bei allen Wirbeltieren die Eintrittsstelle der Arterie zu sehen ist. Daraus schliesst er also, dass Vossius mit der Drehungstheorie Unrecht hat.

Auch die Lage der genannten Augenmuskeln fand Deyl nicht so, wie Vossius angegeben hatte.

Nun haben Strahl und Henckel diese Angelegenheit an menschlichem Material von neuem untersucht. Auch sie fanden, dass in dem Verhalten der Eintrittsstelle der Arteria centralis retinae vom dritten Monat der Gravidität an eine Verschiebung nicht mehr beobachtet werden konnte.

Sie liegt um die Zeit also genau so, wie beim Erwachsenen. Kleine Variationen in der Lage dieser Stelle können bei verschiedenen Individuen vorkommen, sie sind aber nicht von Belang für unsere Frage.

Aber die genauen Beobachtungen junger menschlicher Föten ergab, dass doch ursprünglich die Spalte des Augenblasenstieles nicht genau an der gleichen Stelle liegt wie im dritten Monat. Es findet also vor dieser Zeit eine kleine Drehung von ca. 45° statt, da ursprünglich diese Spalte deutlich im unteren inneren Quadranten gelegen ist, während die Eintrittsstelle der Arteria centralis retinae später direkt nach unten oder doch nahe an diesem Punkte ist. Deyl wird also im wesentlichen zugestimmt, wenn ihm auch vorzuhalten ist, dass er diese kleine, sehr frühe Drehung übersehen hat.

Was nun schliesslich die von Vossius angegebene Verschiebung der erwähnten Muskeln anlangt, so haben die beiden Autoren an ihrem Material nachweisen können, dass allerdings eine gewisse Verschiebung der beiden Muskeln im Laufe der Entwickelung stattgefunden hat. Sie beschränkt sich aber nur auf ihre hinteren Abschnitte derart, dass der Levator aus einer ursprünglich rein seitlichen Lage neben dem Rectus superior etwas mit seinem Ursprung in die Höhe gerückt ist, und späterhin den medialen Rand überwächst. Die Verschiebung ist also nicht so ausgedehnt, wie Vossius angegeben hat. Mit dem fünften Monat hat die Verschiebung sicher ihr Ende erreicht. Auf eine Drehung des Bulbus darf man aus dieser Verschiebung nicht schliessen.

Die Ansicht von Vossius ist somit durch die Arbeiten von Deyl, Strahl und Henckel widerlegt.

Mit dem **Wachstum des menschlichen Auges** und mit dem Verhältnis des Auges des Kindes zu dem des Erwachsenen beschäftigen sich eine Reihe von Autoren.

Diese wichtige Frage ist vor allem durch die Untersuchungen von Merkel und Orr im Jahre 1892 angeregt worden, nachdem sie bis dahin verhältnismässig selten erörtert worden war. Diese Beobachtungen sind im 2. Band dieser Ergebnisse schon referiert. Wir haben aber doch gelegentlich darauf zurückzukommen.

Bei dieser Frage ist natürlich der eventuelle Einfluss der Konservierungsmethoden von allergrösster Bedeutung. Es handelt sich ja nicht darum, ein Gewebe gut zu konservieren, sondern alle so verschiedenen Gewebe des Bulbus müssen gleichmässig konserviert werden, es darf keine Quellung, Schrumpfung oder dergleichen eintreten. Nach den allgemein histologischen Erfahrungen darf man von vornherein sagen, dass diese Bedingung höchst wahrscheinlich überhaupt nicht tadellos zu erfüllen ist.

Bei dem Durchprobieren der verschiedenen Konservierungsarten sah Dieckmann (34) besonders auf das Auftreten einer von Lange beschriebenen an der Ora serrata bei Kinderaugen cirkulär verlaufenden Falte der Netzhaut, die dieser fast konstant gefunden hatte. Nach Dieckmanns Angaben darf man die Falte wohl als eine kadaveröse Erscheinung ansehen, denn je frischer die Augen waren, desto geringer war bei vorzüglichen Härtungsflüssigkeiten die Falte.

Die besten Resultate gaben ihm die von Orth empfohlenen Müllersche Flüssigkeit mit Formolzusatz, und das von Merkel angegebene Platinchromsäuregemisch.

Hippel (65, 66, 67) nimmt als Kriterium der tadellosen Erhaltung des Auges die Form der Fovea centralis; auch er hält die Langesche Falte für ein Kunstprodukt, da er sie sich an frisch aufgeschnittenen Augen innerhalb einer halben Stunde bilden sah. Er findet, dass Müllersche Flüssigkeit, sowohl Hornhaut wie Linse erheblich quellen macht; während Formaldehyd in 4% Lösung die Hornhaut mässig, die Linse sehr erheblich schrumpfen lässt, unter starker Faltung der Kapsel, sodass für diese Formol ganz unbrauchbar ist. Über die Wirkung der Kombination beider Flüssigkeiten finden sich bei von Hippel keine Angaben.

Dieckmann hat folgende Erklärung für die Faltenbildungen der Retina angegeben. Nach dem Tode des Individuums sinkt sehr bald der Augeninnendruck, und infolgedessen beginnen die elastischen und noch mehr die muskulären Elemente der Augenhäute sich ein wenig zusammenzuziehen, d. h. ihre Flächenausdehnung zu verringern, aber an Dicke zuzunehmen. Die Netzhaut, ärmer an diesen Elementen als die anderen Augenhäute, kann dieser Bewegung nicht folgen und muss ausweichen. Ihre Verbindung mit der Aderhaut wird da, wo sie am dünnsten ist, getrennt, und die betroffenen Partien stülpen sich als Falten in das Augeninnere vor. Die verschiedene kadaveröse Quellung der Augenhäute spielt dabei gewiss auch noch eine Rolle. So kann an der Ora serrata, infolge des von hinten wirkenden Druckes und der festeren Verwachsung der Pars ciliaris retinae die Falte entstehen, und ebenso an der Macula lutea, wo die dünne Stelle wenig widerstandsfähig ist und zum grössten Teil aus dem bald nach dem Tode sich verändernden Neuroepithel besteht.

Dieckmann bestätigt vollkommen die Untersuchungen von Merkel und Orr.

v. Hippel bestätigt ferner, dass die Grösse der Augen der Neugeborenen nicht unerheblich schwankt. Ebenso, dass die Hornhaut meist am Rande eine Verdickung aufweist. Die Dicke der Hornhaut fand er

wie Dieckmann sehr variierend. Im Centrum fand er Differenzen von 0,41 bis 1,02 mm.

Die Angaben über Gestalt und Maassverhältnisse der Linse wechseln in den Litteraturangaben sehr.

Hippel fand an ganz frischen Augen die Dicke 3,76 und den äquatorialen Durchmesser 6 mm. Ihre Gestalt fand er bei Kindern nicht so grundverschieden von der des Erwachsenen, wie sonst angegeben wird. Der Rand ist ziemlich scharf, die Hinterfläche ist erheblich stärker gekrümmt als die vordere. Der Krümmungsradius der hinteren ist nach Konstruktionsergebnissen fast 1 mm kleiner als der der vorderen Fläche.

Die Form der Linse beschäftigte auch Duclos (36), der feststellte, dass die ursprünglich rundliche Linse des Fötus im sechsten Monat des intrauterinen Lebens bikonvex wird durch Wachstum ihres Durchmessers; ihre Achse behält die Grösse, die sie um die angegebene Zeit besitzt.

In betreff des Suprachorioidealraumes sagt v. Hippel, dass bei Neugeborenen Sklera und Chorioides dicht und fest aneinanderliegen, dass sie aber durch eine geringfügige mechanische Einwirkung ziemlich leicht von einander getrennt werden können.

Genaueres Studium widmete v. Hippel der Ora serrata, besonders weil Schön ihr Vorhandensein in Abrede stellt und aus ihrem Fehlen den Schluss zieht, dass die Zacken, die man bisher beim Erwachsenen als Ora serrata beschrieben hat, durch Accommodationsanstrengung erworben seien, und ins Gebiet der pathologischen Anatomie gehörten. Hippel sagt zusammenfassend, dass die makroskopisch sichtbare Ora serrata des Neugeborenen der des Erwachsenen vollkommen gleich ist. „Sie ist sicher bedingt durch eine ungleichmässig starke in Zackenform erscheinende Pigmentierung des Pigmentepithels, ferner auch dadurch, dass die Netzhaut mit einem zackigen Rande dünner wird und nur da, wo sie noch unverdünnt ist, als graulich getrübte Membran im Präparat sichtbar ist. Die Retina selbst hört thatsächlich an dieser Stelle nicht auf, sondern erstreckt sich — dünner werdend, und makroskopisch nicht sichtbar — noch ein beträchtliches Stück darüber hinaus, um mit einem zackigen Rande, dessen Zacken bis zu 0,88 mm lang sein können, zu endigen.“ Hippel hält es nicht für ausgeschlossen, dass feinere Unterschiede zwischen der Ora serrata des Neugeborenen und Erwachsenen doch vorhanden sind.

Die interessante Thatsache, dass beim Kinde die Fovea centralis genau so weit vom Papillenrande entfernt ist wie beim Erwachsenen, wird bestätigt.

Der wallartig verdickte Rand der Fovea centralis des Erwachsenen ist beim Kinde nicht vorhanden, und beim Augenspiegelbilde fehlt des-

wegen auch der glänzende Reflex an der Peripherie der Fovea. Bei einem vier Wochen alten Kinde ist aber schon eine dementsprechende Verdickung zu sehen[1]).

Auch für die physiologische Exkavation des Auges des Neugeborenen sind Hippels Angaben von Wichtigkeit, da Schön eine solche überhaupt leugnet, und behauptet, sie sei durch Accommodationsanstrengung während des Lebens erworben. v. Hippel bestätigt die positiven Angaben Merkels und Orrs und beweist durch eine Mikrophotographie von einem drei Tage alten Kinde, dass die physiologische Exkavation unter Umständen recht beträchtlich sein kann.

Im Sehnerven hat v. Hippel an seinen Präparaten niemals Markscheiden entwickelt gesehen.

Über das Wachstum des Auges hat Weiss (168, 169, 170) ausgedehnte Untersuchungen angestellt. Er fand zunächst, dass das Gewicht des Auges im Leben um das 3,25fache zunimmt, während das Gesamtgewicht des Körpers das 21fache des Anfangsgewichtes erreicht. Das Volumen des Auges wächst um das 3,29fache.

Ganz besonders auffallend ist die Übereinstimmung des Wachstums des Auges mit dem des Gehirns, wie gegenüber gestellte Kurven beweisen. Das Gewicht des Gehirns nimmt um das 3,76fache zu. Das Wachstum des Auges und des Gehirnes ist früher beendet als das Gesamtwachstum des Körpers.

Das Wachstum der Durchmesser des Auges geht so vor sich, dass der beim Kinde kleinste Durchmesser, der vetrikale (bezogen auf die Stellung des Auges im Körper) am raschesten wächst, während die Zunahme des bei der Geburt grössten Durchmessers des sagittalen, am geringsten ist.

Dadurch wird die Form des Auges bei Kindern von neun Jahren ungefähr kugelig, dann wird allmählich der Zustand des erwachsenen Auges erreicht, bei dem der sagittale Durchmesser den vertikalen übertrifft.

Über das Verhalten der Ansätze der Augenmuskelsehnen, ihre Breite, ihre Entfernung von den Tabu des Auges etc. giebt Weiss ausführliche Daten und Tabellen an, aus denen hervorgeht, dass die Sklera im vorderen und hinteren Abschnitt ziemlich gleichmässig wächst.

---

[1]) Auf die sonstigen Eigentümlichkeiten im Bau der Retina des Fötus und des Kindes, die v. Hippel beschreibt, ist einzugehen hier nicht der Platz.



VII.

Das Gehörorgan.

Von

F. Siebenmann, Basel.

Litteratur.

a) Allgemeines, Atlanten, Lehrbücher.

1. Brühl, G., Das menschliche Gehörorgan in 8 topographischen Bildern mit erläuterndem Text. München, J. F. Lehmann 1898.
2. Schwalbe, G., Das äussere Ohr. Bardelebens Handbuch d. Anatomie d. Menschen. Bd. V. pag. 1—192. Jena 1898.
3. Siebenmann, F., Mittelohr und Labyrinth. Ibid. pag. 193—324. Jena 1898.
4. Trautmann, Chirurgische Anatomie des Schläfenbeines, insbesondere für Radikaloperationen mit 72 Stereoskopen. Berlin 1898.

b) Äusseres Ohr.

5. Gerber, P. H., Mozarts Ohr. Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. 24. pag. 351—352.
6. Schwalbe, G., Vid. Nr. 2.

c) Mittelohr.

7. Siebenmann, F., Vergl. Nr. 3.

d) Inneres Ohr.

8. Ayers, H., On the membrana basilaris, the membrana tectoria and the nerve-endings in the human ear. Zool. Bull. Whitman & Wheeler. Bd. I. Nr. 6. pag. 275—278.
9. Bonnier, Schema des voies labyrinthiques. Comptes rend. soc. biol. T. 50. pag. 155—157. Paris 1898.
10. Gianni, Anatomischer Beitrag zum Studium der Striae acusticae beim Menschen. Arch. ital. di otol. etc. Vol. VII. pag. 339 - 348.

e) Entwickelungsgeschichtliches.

11. Broman, J., Über die Entwickelung der Gehörknöchelchen beim Menschen. Verh. d. anat. Ges. auf d. XII. Vers. in Kiel. 17.—20. April 1898.
12. Hegetschweiler, Die embryologische Entwickelung des Steigbügels. Arch. f. Anat. u. Phys. 1898. Anat. Abt. Heft 1.

13. Hellmann (Würzburg), Die Entwickelung des Labyrinthes bei Torpedo ocellata. Verh. d. deutschen otol. Gesellsch. 27.—28. Mai 1898. pag. 65—76.
14. Münch, F. E., Über die Entwickelung des Knorpels des äusseren Ohres. Diss Strassburg. Morph. Arb. Bd. VII. Heft 3. pag. 583—610.
15. Netto, Die Entwickelung des Gehörorgans beim Axolotl. Berliner Diss. 1898.
16. Sidoriak, S, Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des endolymphatischen Apparates der Fische. Anat. Anz. Bd. XV. pag. 93—96.
17. Spemann, H., Über die erste Entwickelung der Tuba Eustachii und des Kopfskelettes von Rana temporaria Zool. Jahrb. Bd. XI. pag. 389—416.

f) Vergleichende Anatomie.

18. Brandes, Die Lorenziuischen Ampullen. Verh. d. deutschen zool. Ges. 1898. pag. 179—182.
19. Gakutaro Osawa, Beitrag zur Lehre von den Sinnesorganen der Hatteria punctata. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52. Heft 2. pag. 268—366.
20. Westphal, Karl, Über Acusticus, Mittel- und Zwischenhirn der Vögel. Diss. Berlin 1898.

g) Teratologie.

21. Grunert, C., Zur Entstehung der Fistula auris et auricularis congenita. Archiv f. Ohrenheilk. Bd. 45. pag. 10.
22. Stetter, Die angeborenen und erworbenen Missbildungen des Ohres. Haugs klin. Vorträge. Bd. II. Heft 9.
23. Veraguth, O., Über das innere Ohr bei der Anencephalie. Neurol. Centralbl. 1898. Nr. 12.

h) Präparationsmethoden.

24. Brühl, Die anatomische Darstellungsweise der Hohlräume des Ohres und der Nase. Anat. Anz. Bd. XIV. pag. 418
25. v. Stein, St., Eine neue Darstellungsweise von Knochenkorrosionspräparaten (Hartgummikorrosionsverfahren). Anat. Anz. Bd. XV. pag. 112.

Bei der bildlichen Darstellung des Gehörorgans ging Trautmann (4) wesentlich vom praktischen Standpunkte aus. 72 meistens gut gelungene stereoskopische Tafeln (mit 47 Seiten Text) und zwei farbige Tafeln erläutern alle topographischen Verhältnisse, welche bei der Eröffnung der Mittelohrräume von irgend welcher Wichtigkeit sind. — Brühl (1) stellt das Ohr in sieben halbschematisch gehaltenen Bildern dar, welche in entsprechender Reihenfolge übereinanderliegend, ebenso viele vertikal-sagittale Schichten repräsentieren sollen, und welche — in erster Linie wohl für den Anschauungsunterricht in Mittelschulen bestimmt — auch dem Medizinstudierenden beim Repetitorium gute Dienste leisten dürften.

Schwalbe's Monographie des äusseren Ohres (2) ist jedenfalls das Vollständigste und Beste, was wir heute besitzen über diesen Abschnitt des Gehörorgans. Die bedeutenden Forschungen, welche Verf. auf diesem Gebiete gemacht, treten in jedem Kapitel zahlreich zu Tage, namentlich in den Abschnitten über Gestalt, vergleichende Anatomie und Variabilität der Ohrmuschel. 35 zum Teil kolorierte vorzügliche Abbildungen und ein gutes Litteraturverzeichnis sind den 74 Seiten Text beigegeben.

Siebenmann (3) bespricht einleitend zunächst die vergleichenden anatomischen Verhältnisse und im ferneren die makroskopischen und mikroskopischen Präparationsmethoden, wie sie nach seiner Erfahrung sich für das mittlere und innere Ohr am besten bewährt haben; dann folgt ein embryologischer Abschnitt mit zahlreichen Abbildungen von Präparaten des Basler anatomischen Institutes. Daran schliesst sich die systematische und topographische, auf eigene Untersuchungen basierende Anatomie des Mittelohres und des Labyrinthes. 66 Originalabbildungen, meistens von Schnitt- und Korrosionspräparaten stammend und zum Teil farbig, sind bestimmt, die makroskopischen und mikroskopischen Verhältnisse nach Bedürfnis zu erläutern. Entsprechend dem Befehl von Verleger und Herausgeber ist das Kapitel „Inneres Ohr" relativ kurz gehalten und — für ein Lehrbuch — ungenügend illustriert. Immerhin ist, was letzteren Punkt anbelangt, zu bedenken, dass es unmöglich ist, etwas besseres zu schaffen, als was Retzius uns geschenkt hat.

Ein Feuilletonartikel von P. H. Gerber (5) bespricht die Mozartsche Ohrmuschel, von welcher Verf. eine Abbildung bringt und welche auffallend breit war. Die äussere Umrandung zeigt mehrfache winklige Knickungen, Antitragus und Ohrläppchen fehlen, die Anthelix ist rudimentär entwickelt, die Cavitas conchae verflacht.

Ayers (8) sucht von neuem seine früher einlässlich verteidigte Ansicht zu stützen, wonach die Membrana tectoria beim Menschen lediglich ein Konglomerat von Wimpern der Hörzellen wäre, zusammengehalten durch „Kapillarattraktion". Nachdem Ref. beim Menschen (3) und Hammerschlag-Czinner beim Tier (vergl. den letzten Jahrgang der Erg. der Anat. und Entwickelungsgesch. pag. 336) den Ausgangspunkt der M. tectoria im frühen Embryonalstadium übereinstimmend im Epithel des Labium vestibulare gefunden haben, müssen die Ayerschen Präparate (Sublimatfixation resp. Untersuchung in frischem Zustande beim Erwachsenen!) endgültig als Kunstprodukte aufgefasst werden.

Giani (10) prüft die Angaben von Clarke, Obersteiner, Flechsig und Koelliker über die Faserkreuzung der Striae acusticae und zwar an Hand eines von ihm klinisch und anatomisch beobachteten Falles von Solitärtuberkel jener Gegend.

Broman (11) hat 30 menschliche Embryonen — davon die Hälfte in mikroskopischen Serienschnitten — untersucht und neun Rekonstruktionen ausgeführt. Er kommt zu dem mit Staderini, Dreyfuss, Siebenmann und Hegetschweiler (12) übereinstimmenden Resultat, dass der Steigbügelring keinerlei Zusammenhang mit der Labyrinthkapsel hat. „Das Steigbügelblastem entspringt dem Gebiete des Hyoidbogens." Die Blastem-

massen der Gehörknöchelchen stehen von Anfang an in kontinuierlicher kettenartiger Verbindung untereinander und besitzen besondere Vorknorpelcentren. Soweit und auch bezüglich des zeitlichen Eintritts der einzelnen Entwickelungsphasen stimmt der Autor überein mit den früheren Untersuchungen von Siebenmann (3) an menschlichen Embryonen (Arch. f. Anat. u. Phys. 1894). Neu ist, dass der äussere Ohrknorpel dem distalen Teil der gabligen Enden der beiden ersten Kiemenbogen entstammen soll. Ferner sucht Broman die Gabelung der hinteren Enden der beiden ersten Kiemenbogen, soweit sie der Gehörknöchelchenanlage entspricht, auf mechanische Druckwirkung von seiten der Nerven (Facialis und Chorda) zurückzuführen. Auch für die bindegewebige Umwandlung des vor dem Steigbügelring liegenden Stückes der Labyrinthwand, sowie für die Abplattung der Steigbügelplatte im dritten Embryonalmonat glaubt Verf. Druckänderungen in der Umgebung (speziell hier der Labyrinthflüssigkeit) als Ursache annehmen zu können.

Nach Hellmann (13) entstehen bei Torpedo ocellata die Bogengänge aus Taschen der Labyrinthblase und zwar in der nämlichen Zahl, Lage und Reihenfolge wie bei den höheren Wirbeltieren. Eine Ausnahmestellung scheinen Torpedo — und nach Hellmann überhaupt die Selachier — insofern einzunehmen, als das Gehörbläschen resp. der Ductus endolymphaticus bei ihnen beständig offen bleibt, letzterer also thatsächlich der Einstülpungsstelle des Labyrinthbläschens entspricht. Ebenso scheint es eine Eigentümlichkeit der Rochen und Haie zu sein, dass die Pars superior und inferior des Vestibulum unter sich in breiter offener Kommunikation stehen bleiben, wie dies bisher nur bei den Cyclostomen und bei den Lophobranchiern sowie bei Orthagoriscus beobachtet worden ist.

F. Netto (15) kommt auf Grund von Untersuchungen, welche unter O. Hertwig in dessen Institut angestellt wurden, zu dem Ergebnis, dass der Ductus endolymphaticus des Axolotl als Verbindung des Hörbläschens mit seinem Mutterboden nicht von Anbeginn da ist (Norris), sondern erst später entsteht: durch Abschnürung der Innenschicht des äusseren Keimblattes, nicht durch Einstülpung, bildet sich ein Zellhaufen, der ohne Höhlung kompakt sich nach innen zu begiebt, dann zu einem Hohlraum sich umgestaltet und erst jetzt zum Ductus endolymphaticus auswächst. Von den Bogengängen wird auffallenderweise zuerst der äussere gebildet.

Zu ähnlichem Resultate gelangt H. K. Corning (Morph. Jahrb. XXVII, 2; über einige Entwickelungsvorgänge am Kopfe der Anuren) insoferne als er hier in Übereinstimmung mit Poli, Rabl und Inouje die Gehörorgane (und die Organe der Seitenlinie) ausschliesslich aus dem inneren Blatt des Ektoderms sich entwickeln sah.

Auf Anregung von Prof. Nusbaum hat Sidoriak (16) die embryonale Entwickelung des Sinus impar (Hasse) beim Bitterling beobachtet. Dieser Organteil, welcher die beidseitigen miteinander verwachsenen Recess. labyrinthi oder Duct. endolymphat. darstellt, verlängert sich nach hinten in den eigentlichen Saccus endol. Dabei ergab sich, dass die beiden Recessus labyrinthi im frühesten Embryonalstadium frei sind und erst später unter gleichzeitiger Resorption der sich aneinanderlegenden medialen Wände zu dem unpaaren Saccus endolymphaticus zusammenwachsen.

Entgegen den älteren Beobachtungen von Götte, Villy und Gaupp findet Spemann (17), dass die Tube (beim Frosch) aus der ersten Schlundfalte sich entwickelt, und dass die fertige Tube in allem mit dem Spritzloch der Selachier verglichen werden kann".

Münch (14) kommt bei der Untersuchung menschlicher Embryonen zu dem Resultat, dass schon in den jüngsten Stadien (20 mm Sch.-St.-Länge) die Anlage des Knorpels der menschlichen Ohrmuschel eine einheitliche ist; sie ist insofern als eine primitive zu bezeichnen, als im Gegensatz dazu das tierische Ohr von Anfang an aus mehreren Knorpelstücken sich zusammensetzt. Bezüglich der ursprünglichen Faltungsweise des Knorpels muss auf das unter Schwalbe ausgearbeitete Original und auf die Abbildungen verwiesen werden.

Gakutaro Osawa (19) hat die verschiedenen Organe der Hatteria, daranter auch das knöcherne und häutige Labyrinth, einer näheren Untersuchung unterworfen, um auf dieser breiten Basis die definitive Klassifizierung vollziehen zu können. Hatteria ist demnach ein Saurier, der zwischen den Eidechsen und Krokodilen stehend keine Verwandtschaft zu den heute lebenden Amphibien zeigt. Wie bei den Eidechsen ist die Columella und ferner eine Brücke im Knorpelrahmen der Pars basilaris vorhanden. Die Paukenhöhle bildet eine tubenlose Ausstülpung des Schlundes, wie dies auch bei einzelnen anderen Sauriern vorkommt. Dagegen steht der Utriculus bei Hatteria — abweichend von den Eidechsen — höher als der Sacculus.

Die unter der Leitung der Herrn Jolly und Köppen ausgeführten Untersuchungen am Taubenhirn führten K. Westphal (20) zu Resultaten, welche in zahlreichen Punkten differieren von den herrschenden Anschauungen und namentlich von denjenigen von Brandis. Er fast dieselben in folgende Sätze zusammen: Säuger- und Vogelhirn scheinen durch das Fehlen folgender Elemente voneinander sich auszuzeichnen:

1. Bei den Vögeln sind jedenfalls nicht ausgesprochen:
   a) die dorsale centrale Bahn;
   b) die Verbindung zwischen dem Deitersschen und Abducenskern.

2. Bei den Säugern:
   a) die Kleinhirnverbindungen zum Tuberculum acusticum und accessorischen Kern;
   b) die mächtigen Kommissuren zwischen den beiden ventralen Kernen, die sich
   c) bei den Vögeln vielleicht zu dem klein- oder grosszelligen Kern differenziert haben.

O. Veraguth (23) untersuchte auf die Veranlassung von Monakow das innere Ohr bei einem Anencephalen. Dabei fand sich das Ganglion spirale erhalten. Dagegen waren im Cortischen Organ nur diejenigen zelligen Elemente vorhanden, welche normalerweise mit den Endfasern des N. cochlearis in Verbindung stehen müssten.

v. Stein (25) sucht Korrosionspräparate des macerierten Felsenbeins darzustellen, indem er in die Hohlräume eine Chloroformlösung von zahnärztlichem Kautschuk injiziert, den Knochen in die Lösung untertaucht und letztere während 24 Stunden im Thermostaten eindickt. Die Korrosion wird mittelst verdünnter Salzsäure vollzogen. Die Ausgüsse sind hohl, infolge nachträglichen Verdunstens des Chloroforms; schon dies allein spricht gegen die Zuverlässigkeit der Methode.

Die Arbeit von Brühl giebt zunächst einen kurzen historischen Überblick über das Korrosionsverfahren in ihrer Anwendung auf Ohr und Nase. Brühl hatte den glücklichen Einfall zur Darstellung der gröberen topographischen Verhältnisse den mit Metall gefüllten Knochen nicht zu entfernen, sondern ihn durch Entkalken und durch nachfolgendes Imprägnieren mit Xylol durchsichtig zu machen. Die ursprüngliche Quecksilberinjektion hat Verf. seither — wenigstens für die Nase — durch Ausgiessen mit Woodschem Metall ersetzt (Demonstr. an der Naturf.-Versammlung in München 1899).

VIII.

Hirnfurchen und Hirnwindungen. Hirnkommissuren. Hirngewicht.

Von

W. Waldeyer, Berlin.

Mit 8 Figuren im Text.

Litteratur.

1. Adamkiewicz, Zu Flechsigs Mitteilung: Über ein neues Einteilungsprinzip der Grosshirnoberfläche. Neurol. Centralbl. 13. Jahrg. 1894. pag. 807. — Ferner: Ibid. 14. Jahrg. 1895. pag. 76.
2. Agostini, Sul peso specifico delle varie regioni della corteccia cerebrale nel sano e negli alienati. Atti dell' XI. Congr. med. internaz. di Roma 1894. Vol. 4. pag. 206, v. a. Rivista sperimentale di freniatria. Vol. 20. 1894.
3. Ambialet, J., L'encéphale dans les crânes déformés du Toulousain. L'Anthropologie. Tom. IV. pag. 11. 1893.
4. Anton, G., Bedeutung des Balkenmangels für das Grosshirn. (63. Naturf.-Versamml. in Frankf. a. M. 1896.) Wiener klin. Wochenschr. 1896. pag. 1031.
5. Antonini, A., La corteccia cerebrale nei mammiferi domestici. II. Nota. Monit. zool. italiano. Anno 3. 1893.
6. Bary, A., Über die Entwickelung der Rindencentren. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1898. pag. 341.
7. Bechterew, W. v., Über die Rindencentren Sphincteris ani et vesicae. Neurol. Centralbl. 12. Jahrg. pag. 81. 1893.
8. Bechterew, W. v. und Mislawski, N. v., Über die Hirncentren der Scheidenbewegungen bei Tieren. Arch. f. Anat. u. Phys. 1891. Physiol. Abt. pag. 380.
9. Bechterew, W. v., Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark. 2. Aufl. 1898. St. Petersburg. K. L. Rikker.
10. Beddard, Frank E., On the visceral Anatomy and Brain of Dendrolagus bennetti. Proc. zool. of London, for 1895. pag. 131.
11. Derselbe, On the Anatomy of a Manatee. Proceed. zool. Soc. London. 1897. pag. 42. 2 Pl.

12. Benedikt, M., Nouvelle contribution à l'anatomie comparée du Cerveau. Bull. de la Soc. d'Anthropol. de Paris. 1896. Sér. 4. Tom. VII. pag. 228.
13. Berkhahn, O., Zur Entwickelung und Deutung der sogen. Azteken-Mikrocephalen. 5 Fig. Globus. Bd. 73. pag. 57.
14. Bianchi, Sulla funzione dei lobi frontali. Atti dell' XI. Congresso med. internaz. di Roma. 1894. Vol. 2. (Physiol.) pag. 190.
15. Bielschowsky, M., Obere Schleife und Hirnrinde. Neurol. Centralbl. Jahrg. 14. pag. 205. 1895.
16. Bischoff, Th. L. W., Das Hirngewicht des Menschen. Bonn 1880. Neusser. 8. 171 pag. 4 Tabellen.
17. Bonfigli, C., Sette osservazioni sul cervello dei malfattori. Arch. psichiatr. Sc. penal. ed Antropol. crimin. Vol. 18. pag. 299. 1897.
18. Bourneville, Inégalité de poids des hémisphères cérébraux. Progrès médical. 1898. pag. 248.
19. Bradley, Ch., The convolutions of the Cerebrum of the Horse. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXXIII. Jan. 1899. pag. 215.
20. Brandt, A., Das Hirngewicht und die Zahl der peripherischen Nervenfasern in ihrer Beziehung zur Körpergrösse. Biol. Centralbl. Bd. 18. Nr. 13. pag. 475. 1898.
21. Braune, W., Das Gewichtsverhältnis der rechten zur linken Hirnhälfte beim Menschen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1891. pag. 253.
22. Brazzola, F., Contributo allo studio delle vie di senso, decorso e localizzazioni. Rendic. della R. Accad. delle Sc. 12 Sess. Anno 65. 1894. Ser. VII. Vol. 5. pag. 480.
23. Brissaud, E., La fonction visuelle et le Cunéus, étude anatomique sur la terminaison corticale des radiations optiques. Ann. d'Oculistique. Paris 1893. pag. 321.
24. Broadbent, Sir Ww., Brain Origin. Presidential Address. Brain, Journ. of Neurol. 1895. Part. 70 and 71. pag. 185.
25. Broeckaert, J., Recherches expèrimentales sur le centre cortical du larynx. Revue de Laryngol. 1895. Année 16. pag. 681. — v. a. La Flandre méd. Année 2. pag. 769.
26. Burckhardt, R., Der Bauplan der Wirbeltiergehirne. Morphol. Arbeiten, herausgegeben von G. Schwalbe. 1894. Bd. IV.
27. Busch, Fr., Über den Ausguss der menschlichen Schädelhöhle mit erstarrenden Massen und über das Verhältnis der Schädelkapazität zum Hirngewicht. Verhandl. d. deutschen odontologischen Gesellsch. Bd. V. H. 4. 1894. pag. 252.
28. Buschan, G., Bibliographischer Semesterbericht der Erscheinungen auf dem Gebiete der Neurologie und Psychiatrie. Jena, Fischer. — Bis jetzt (1898) vier Jahrgänge erschienen.
29. Carpenter, E. G., Centren und Bahnen für die Kauerregung im Gehirn des Kaninchens. Centralbl. f. Physiol. Bd. 9. pag. 337. 1895.
30. M' Carthy, J. G., A new Dissection showing the internal gross anatomy of the Hippocampus major. Journ. of Anat. and Phys. 1898. Vol. 33. pag. 76.
31. Charpy, A., Système nerveux. „Traité d'anatomie humaine T. III" publ. par Poirier. Paris, Bataille et Cp. (ohne Jahreszahl).
32. Chudzinski et Manouvrier, Étude sur le Cerveau de Bertillon. Bull. Soc. d'Anthropologie de Paris. 1887.
33. Chudzinski, Th., Sur les plis cérébraux d'un Aye-Aye. Bull. Soc. d'Anthrop. Paris 1896.
34. Cirincione, G., Metodo per determinare il peso e la extensione della sostanza grigia e bianca del cervello. La riforma med. 1894. Nr. 184.
35. Clark, T., The comparative anatomy of the Insula. 5 Pl. Journ. of compar. Neurol. Vol. VI. 1896. pag. 59.
36. Colleja, C., La región olfatoria del cerebro. Madrid 1893. 8. 40 pag. Figg.

37. Cunningham, D. J. and Telford-Smith, T., The brain of a microcephalic Idiot. Journ. of mental Science. 1896. pag. 389.
38. Cunningham, D. J., The insular district in the Cerebrum of the anthropoid apes. Proc. anat. Soc. of Gr. Brit. and Irel. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 31. P. 1. pag. I/II. v. a. Proceed. Royal Irish Akad. Ser. 3. Vol. 4. 1. Dez. 1896.
39. Derselbe, Sections through the Spinal cord and the entire extent of the brain of the Orang and Chimpanzee. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXXI. P. 1. (Proc. anat. Soc. of Gr. Brit. and Irel. pag. XIII.) 1896.
40. Derselbe, The Rolandic and calcarine fissures. A study of the growing Cortex of the Cerebrum. Journ. of anat. and phys. Vol. XXXI. 1897. pag. 586.
41. Danilewsky, B., Experiences sur les relations entre le développement du Crâne et des circonvolutions du cerveau. Compt. rend. Soc. Biol. de Paris 1897. pag. 667.
42. Debierre, Ch., Le rétentissement des arrêts de développement du Squelette de la tête sur le développement du Cerveau. Arch. ital. de Biol. T. 21. 1894.
43. Delamare, Bifurcation d'un pôle occipital d'un hémisphère en rapport avec une bride dure-mérienne. Bull. Soc. anatom. de Paris. Sér. V. T. 9. 1895.
44. Dubois, Eug., Sur le rapport du poids de l'encéphale avec la grandeur du Corps chez les mammifères. Bull. anthropol. 4 Sér. T. 8. pag. 337. 1898.
45. Derselbe, De Verhouding van het gewicht der hersenen tot de grootte van het lichaam by de zoogdieren. Verhandl. d. Kon. Akad. van Wetenschapen te Amsterdam. 2. Sectie, Deel V. 1897. Über die Abhängigkeit des Hirngewichts von der Körpergrösse (I) bei den Säugetieren. Arch. f. Anthrop. Bd. 25. 1897.
46. Derselbe, Über die Abhängigkeit des Hirngewichtes von der Körpergrösse (II) beim Menschen. Arch. f. Anthrop. 1898. Bd. 25. pag. 423.
47. Derselbe, Abstract of Remarks on the Brain-cast of Pithecanthropus erectus. Journ. of anat. and phys. Vol. XXXIII. pag. 273. 1899.
48. Ducamp, Recherches sur le poids spécifique de l'encéphale dans les maladies. Revue de méd Ann. 11. 1891. pag. 916.
49. Duval, M., Chudzinski et Hervé, Description morphologique du Cerveau d'Assezat. Bull. Soc. d'Anthrop. de Paris. T. 6. 2. 1883.
50. Derselbe, Rapport sur le Cerveau de Louis Asseline. Bull. Soc. d'Anthrop. de Paris. T. 6. 2 1883.
51. Dieselben, Description morphologique du Cerveau de Coudereau. Bull. Soc. d'anthrop. de Paris. T. 6. 2. 1883.
52. Dwight, Th., Remarks on the Brain. Illustrated by the description of the brain of an distinguished man. Proced. of the American Acad. of arts and Science. Vol. XIII. P. II. pag. 210 1878 (In Bd. V der „Ergebnisse", Abschnitt „Hirnwindungen" ist versehentlich die Jahreszahl 1887 angegeben worden.)
53. Edinger, L., Über die Bedeutung der Hirnrinde im Anschluss an den Bericht über die Untersuchung eines Hundes, dem Goltz das ganze Vorderhirn entfernt hatte. Verh. d. 12. Kongresses f. innere Med. Wiesbaden 1893. 8. S. a. Journ. of Neurology. Vol. 3. 1893.
54. Exner, S., Entwurf einer physiologischen Erklärung der psychischen Erscheinungen. Mit anat. Vorbemerk. Wien. 8. 1894. 380 pag.
55. Ferrier, D., Vorlesungen über Hirnlokalisation. Deutsch von M. Weiss. 35 Abb. Leipzig u. Wien 1892. 8. 168 pag.
56. Flatau, Edw. u. Jacobsohn, L., Handbuch der Anatomie und vergleichenden Anatomie des Centralnervensystems der Säugetiere. Berlin 1899. 8. S. Karger. 578 pag. 126 Figg. im Text u. 7 Taf.
57. Flechsig, P., Über ein neues Einteilungsprinzip der Hirnoberfläche. Neurol. Centralbl. 1894. 13. Jahrg. pag. 674. Ebenda. pag. 899. Ebenda. 14. Jahrg. 1895. pag. 77.
57a. Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte der Associationssysteme im menschlichen

Gehirn. Bericht über d. Verh. d. k. sächs. Ges. der W. zu Leipzig. Math.-phys. Kl. 1894. pag. 164.

58. Derselbe, Weitere Mitteilungen über die Sinnes- und Associationscentren des menschlichen Gehirns. Neurol. Centralbl. Jahrg. 14. 1895. pag. 1118.

59. Derselbe, Études sur le cerveau. Traduit par L. Lévi. Paris 1898. 8.

60. Finzi, J., Sopra una singolare anomalia presentata dal cervello di una pazza. Boll. manicomio provinz. Ferrara 1896.

61. Fish, P. A., The Indusium of the Callosum. Journ. of comp. Neurol. Vol. 3. 1893.

62. Derselbe, The Brain of the Fur Seal Callorhinus ursinus; with a comparative description of those of Zalophus californianus, Phoca vitulina, Ursus americanus and Monachus tropicalis. Journ. of comp. Neurol. Vol. 8. July 1898.

63. Fraser, A., On the Lobus olfactorius impar. Transact. Royal Acad. of med. in Ireland. Vol. 12. 1895.

64. Fraser, D., Brain of a microcephalic Idiot. Glasgow med. Journ. Vol. 46. 1896.

65. Gaule, Les propriétés trophiques du système nerveux. Atti dell' 11mo Congr. med. internaz. di Roma 1894. Vol. 2. (Physiol.) pag. 58.

66. Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I. Einleitung, Skeletsystem, Muskelsystem, Nervensystem und Sinnesorgane. 617 Figg. Leipzig, Engelmann. 8. 1898.

67. van Gehuchten, A., Anatomie du Système nerveux de l'homme. 2. édit. 8. 619 figg. dans le texte. Louvain 1897. A. Uystpruyst-Dieudonné.

68. Giuffrida, Ruggeri, Un nuovo carattere pithécoide in 13 di alienati. Rivista sperimentale di Freniatria e med. leg. V T. 15 Aprile.

69. Gómez, Ocaña J., Memoria sobre demonstración experimental de los centros visuales del cerebro. Anales d. R. acad. de scienzias med. Madrid 1894. pag. 365.

70. Goodall, E., Description of the Motor Area of the Cortex Cerebri of an Infant. Amer. Journ. of Insanity. New York 1892 93. Vol. 49. pag. 51.

71. Grant, G. Cowie, A note on a heavy Brain. The Lancet. Vol. 2 Nr. 3. pag. 149. 1895.

72. Grosglik, A., Zur Physiologie der Stirnlappen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1895. pag. 98.

73. Guiltschenko, N, Le poids du Cerveau chez quelques peuples du Caucase. Congrès internat. de Zoolog. 2. Session. Moscou. Compt. rend. du Congrès. pag. 186. 1892.

74. Hansemann, D., Über das Gehirn von Herm. v. Helmholtz. Zeitschr. f. Psych. u. Physiol. der Sinnesorgane, herausg. von H. Ebbinghaus u. A. König. Bd. XX. 1899.

75. Henschen, S. E., Sur les centres optiques cérébraux. Rev. génér. d'ophthalm. 1894. pag. 337. (Année III).

76. Herrick, C. L., Localization in the Cat. Journ. of compar. Neurol. Vol. 2. 1892. Suppl. pag. 190.

77. Derselbe, The cerebrum and Olfactories of the Opossum, Didelphys virginica. Journ. of comparative Neurol. Vol. V. 1892.

78. Derselbe, The Seat of Consciousness. Journ. of comp. Neurol. V. 1894. pag. 221.

79. Hill, A., The Hippocampus. Proceed. Royal Soc. London. Vol. 52. Nr. 315. pag. 5. Philos. Transact. London. Vol. 184. 1893. pag. 367.

79a. Derselbe, The Cerebrum of Ornithorynchus. London. Philos. Transact. 1893. B.

80. Derselbe, The Fasciola cinerea, its Relation to the Fascia dentata and to the Nerves of Lancisi. Proc. Royal Soc. Vol. 58. 1895. pag. 98.

81. Derselbe, The olfactory bulb of Ornithorhyuchus, a reply to Dr. Elliot Smith. Anat. Anz. Bd. 11. pag. 605. 1896.

82. Derselbe, Anatomy of the intracranial portion of the visual apparatus. In: Norris and Oliver: System of diseases of the Eye. Philadelphia 1897. Vol. I. pag. 383.

83. His, W., Zur allgemeinen Morphologie des Gehirns. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1892. pag. 346.
84. Derselbe, Über das frontale Ende des Gehirnrohres. Ebenda. 1893. pag. 157.
85. Derselbe, Vorschläge zur Einteilung des Gehirns. Ebenda. 1893. pag. 172.
86. Hochhaus, H., Über Balkenmangel im menschlichen Gehirn. 9 Abb. Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 4. pag. 78. 1893.
87. Hochstetter, F., Über die sog. transitorischen Furchen der Grosshirnhemisphären menschlicher Embryonen nebst Bemerkungen über die Bogenfurche. Wiener klin. Wochenschr. 1897. Nr. 17.
88. Derselbe, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Gehirns. Bibliotheca medica, herausg. von Born etc. 1898. Gr. Oct.
89. Holl, M., Über die Insel des Carnivorengehirns. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1899. pag. 217.
90. Jakob, Christfr., Atlas des gesunden und kranken Nervensystems nebst Grundriss der Anatomie, Pathologie und Therapie desselben. München, Lehmann. 8. 198 pag. 1895. 78 Taf.
91. Kaes, Th., Über Grosshirnrindenmaasse und über Anordnung der Markfasersysteme in der Rinde des Menschen. Zugleich ein Beitrag zur Frage: Unterscheidet sich die Rinde des Kulturmenschen von den niederen Rassen in Bezug auf Kaliber und Reichtum der markhaltigen Nervenfasern? Ber. d. deutschen Naturf.-Vers. in Lübeck. 1895. Wiener med. Wochenschr. 1895. Jahrg. 45. pag. 1733.
92. Keith, A., The growth of brain in Men and Monkeys with a short Criticism of the usual Method of Stating Brain-Ratios. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 29. pag. 282. 1894.
93. Klemperer, F., Experimentelle Untersuchungen über Phonationscentren im Gehirn. Arch. f. Laryngologie u. Rhinolog. Bd. II. pag. 329. s. a. Ebenda. Bd. III. pag. 231. 1895, 1898. (Polemik gegen Onodi.)
94. Lapicque, L., Sur la relation du poids de l'encéphale au poids du Corps. C. rend. de la Soc. de Biol. de Paris. 10 Sér. T. 5. pag. 62. 1898.
95. Leonowa, O. v., Über das Verhalten der Neuroblasten des Occipitallappens bei Anophthalmie und Bulbusatrophie und seine Beziehungen zum Sehakt. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1893. Anat. Abt. pag. 303.
96. Lombroso, C., Die neuesten anatomischen Entdeckungen zur Anthropologie der Verbrecher. Biol. Centralbl. Bd. 16. pag. 571. 1896.
97. Derselbe, Il cervello del brigante Tiburzi. Arch. per Psich. Sc. penal. ed Antrop. crimin. Vol. XVIII. 1897. pag. 145.
97a. Derselbe, Virchow, Sernoff e l'Antropologia criminale. Ibid. pag. 94.
98. Löwenthal, S., Über das Riechhirn der Säugetiere. Festschr. zur Versamml. der deutschen Ärzte u. Naturforscher in Braunschweig. 1897.
99. Lugaro, E., Sulla genesi delle circonvoluzione cerebrali e cerebellari. Rivista di Patol. nerv. e ment. Vol. II. pag. 97. 1897.
100. Luys, J., Du développement compensateur de certaines régions encéphaliques en rapport avec l'arrêt du développ. de certaines autres. Ann. de psych. et d'hypnol. Nouv. S. T. 4. pag. 193. 1894.
101. Mahaim, A., Centres de projection et centres d'association du cerveau. Ann. de la Soc. méd.-chir. de Liège. Année 36. pag. 142. 1898.
102. de Manacéine, Marie, Suppléance d'un hémisphère cérébral par l'autre. Arch. ital. de biol. T. 21. pag. 326. 1894.
103. Manouvrier, L., Note provisoire sur les proportions des lobes cérébaux et leurs conséquences craniologiques. Bull. Soc. d'Anthrop. de Paris. T. 8. 1897. pag. 559.
104. Marchand, F., Über einen Fall von Zwergwuchs (Nanocephalie). Sitzungsber. d. Ges. zur Beförd. d. gesamten Naturwiss. zu Marburg. 1899. Nr. 3.

105. Marshall, John, On the Relations between the Weight of the Brain and its Parts and the Stature and Mass of the Body in the Man. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 26. 1892. pag. 445.
106. Martin, P., Bogenfurche und Balkenentwickelung bei der Katze. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 29. 1894. pag. 221. S. a. Anat. Anz. Bd. 9. pag. 156.
107. Masini, Innervazione centrale della laringe. Atti dell' 11. Congr. med. internaz. di Roma. 1894. Vol. 6. 1895. pag. 126.
108. Meyer, Adolf, Zur Homologie der Fornixkommissur und des Septum lucidum bei den Reptilien und Säugern. Anat. Anz. Bd. 10. pag. 474. 1895.
109. Mickle, W. J., Atypical and unusual brain-form, especially in relation to mental Status: a study on brain-surface morphology. Journ. of mental sc. 1896. pag. 541.
110. Mies, J., Über das Gehirngewicht des heranwachsenden Menschen. Korresp.-Bl. d. deutschen Ges. f. Anthrop. 1894. Nr. 10. pag. 157. S. a. Mitt. d. anthrop. Ges. in Wien. Bd. 24. pag. 147.
111. Derselbe, Das Verhältnis des Hirn- zum Rückenmarksgewicht, ein Unterscheidungsmerkmal zwischen Mensch und Tier. Deutsche med. Wochenschr. 1897. Vereinsbeilage. Nr. 21. pag. 152.
112. Mills, C. R. and Mc Connell, J. W., The naming Centre with the Report of a Case indicating its Location in the temporal Lobe. Journ. of nerv. and mental Diseases. New York. Vol. 22. pag. 1. 1895.
113. Mills, Wesley, Cortical cerebral localisation, with special reference to Rodents and Birds. Transact. Royal Soc. Canada. Vol. 2. Sect. IV. pag. 25. 1898.
114. Mingazzini, G., Contributo alla localizzazione dei centri corticali del linguaggio. Ann. di freniatria. Vol. 3. 1892. pag. 8. Con. Tav.
115. Derselbe, Osservazioni anatomiche intorno al corpo calloso ed alcune formazioni che con esso hanno rapporto. Ricerche di laborat. di anatom. norm. della Univ. di Roma. Vol. VI. pag. 5. 2 Tab. 1897.
116. Monakow, C. v., Zur Anatomie und Physiologie des unteren Scheitelläppchens. Arch. f. Psychiatr. u. Nervenkrankh. Bd. 31. pag. 1. 1898.
117. Derselbe, „Gehirnanatomie". In Nothnagels Handbuch der spez. Pathologie u. Therapie. 1897. Wien, Hölder.
118. Mondio, Contributo allo studio delle circonvoluzioni cerebrali nei delinquenti. Arch. psichiatr., Scienc. penal. e Antrop. crimin. Vol. 17. pag. 477. 1896.
119. Morat, J. P., Qu'est ce qu'un centre nerveux. Centres fractionnels et Centres trophiques. Revue scientif. 1894. pag. 642.
120. Müller, W., Männergehirn und Frauengehirn in Thüringen. Universitäts-Rede. Jena 1898. 4.
121. Muratoff, W., Sekundäre Degenerationen nach Zerstörung der motorischen Sphäre des Gehirns in Verbindung mit der Frage von der Lokalisation der Hirnfunktionen. Arch. f. Anat. u. Phys. 1893. Anat. Abt. pag. 97.
122. Nissl, Bernhard v. Guddens hirnanatomische Experimentaluntersuchungen. Zusammengefasst dargestellt. Allg. Zeitschr. f. Psych. Bd. 51. 1894. pag. 527.
123. Onodi, A., Die Phonationscentren im Gehirn. Verh. d. deutschen Naturf.-Vers. in Wien. 1894. T. 2. pag. 282. Vgl. auch Arch. f. Laryng. u. Rhinol. 1895. Bd. III. pag. 230 u. 231.
124. Pfister, K., Das Hirngewicht im Kindesalter. Arch. f. Kinderheilk. Bd. 23. pag. 164. 1897.
125. Pfleger, L. u. Pilcz, A., Beiträge zur Lehre von der Mikrocephalie. Jahrb. f. Psychiatr. Bd. XVI. pag. 76. S. a. Arbeiten d. Inst. f. Anat. u. Phys. des Centralnervens. d. Wiener Univ. Heft 5. 1897.
126. Peli, G., L'indice cerebrale nei sani di mente e negli alienati. Arch. per l'antropol. e la etnolog. Vol. 24. pag. 235. 4 Tab. 1895.



127. Rawitz, B., Gehörorgan und Gehirn eines weissen Hundes mit blauen Augen. Morph. Arb., herausg. von G. Schwalbe. Bd. 6. pag. 545. 1896.
128. Réthi, L., Das Rindenfeld, die subkortikalen Bahnen und das Koordinationscentrum des Kauens und Schluckens. Wien 1893. S. a. Wiener med. Presse. 1894. pag. 887 u. 971.
129. Retzius, G., Das Gehirn des Astronomen Hugo Gylden. Biol. Unters. N. F. VIII. Stockholm u. Jena 1898. Fol. pag. 1.
130. Derselbe, Zur äusseren Morphologie des Riechhirns der Säugetiere und des Menschen. Ebenda pag. 23.
131. Derselbe, Zur Morphologie der Fascia dentata und ihrer Umgebungen. Ebenda. pag. 49.
132. Derselbe, Über das Auftreten des Sulcus centralis und der Fissura calcarina im Menschenhirn. Ebenda. pag. 59.
133. Derselbe, Zur Kenntnis der Windungen des Riechhirns. Verh. d. anat. Ges. in Gent. 1897. 11. Vers. pag. 105. Jena, Fischer.
134. Richet, Ch., Poids du cerveau de la rate et du foie chez les chiens des differentes tailles. Compt. rend. de la Soc de Biol. Sér. IX. T. 6. pag. 15. 1893.
135. Rietz, E., Beitrag zur Kritik der balkenlosen Gehirne. Diss. inaug. Berlin 1894. 8. 39 pag.
136. Roule, L., L'anatomie comparée des animaux basée sur l'embryologie. 2 Vol. 1202 figg. Paris, Masson et Co. 1898.
137. Rüdinger, N., Über Wege und Ziele der Gehirnforschung. Rede. München, Franz. 1893. 4.
138. Derselbe, Über die Hirne verschiedener Hunderassen. Verh. d. anat. Ges. auf ihrer 8. Vers. zu Strassburg i. Els. 1894. pag. 173.
138a. Derselbe, Über die Hirne von Zwillingen. Ebenda. pag. 173.
139. Russell, J. S. Risien, The influence of the Cerebrum and Cerebellum on the Eye Movements. Ophthalm. Review. Vol. 14. pag. 247. 1895.
139a. Derselbe, The influence of the Cerebral Cortex on the Larynx. Proc. Royal Soc. Vol. 58. pag. 237. 1895.
140. Sacchi, E., Contributo alla tecnica delle plastiche del Cranio ed allo studio della funzione dei lobi prefrontali. Riforma med. Napoli. Anno 10. 1894. pag. 518.
141. Sachs, H., Das Hemisphärenmark des menschlichen Grosshirns. 1. Der Hinterhauptslappen. 3 Abb. u. 8 Taf. Arbeiten aus der psychiatr. Klinik in Berlin. I. Leipzig. Thieme 1892.
142. Derselbe, Vorträge über Bau und Thätigkeit des Grosshirns und die Lehre von der Aphasie und Seelenblindheit. Breslau, Preuss & Jünger. 8. 290 pag. 27 Taf. 1893.
143. Santini e Rocchi, Le piegature cerebrali e le leggi dell' evoluzione. Viareggio. 1894. 8. 23 pag.
144. Saporito, F., Rare varietà anomale della scissura di Rolando ed in especie della sua duplicità. Riv. mensile di Psichiatr. forens., Antropol. crim. e Scienze affin. Napoli 1898. Bd. I.
145. Sarbó, A., Beitrag zur Lokalisation des Centrum für Blase, Mastdarm und Erektion beim Menschen. Arch. f. Psych. u. Nervenkrankh. Bd. 25. pag. 409. 1893.
146. Scheuffgen, J., Über Hirnvolumen, Hirngewicht und geistige Fähigkeit. Jahrb. d. Naturwiss. Jahrg. 11. 1895/96. pag. 319.
147. Seppilli, G., Sui rapporti della cecità bilaterale colle affezione dei lobi occipitali. Rivista sperimentale di freniatria e di med. legale. Vol. 18. 1892. pag. 245.
148. Smith, G. Elliot, A preliminary Communication upon the cerebral Commissures of the Mammalia with special Reference to the Monotremata and Marsupialia. Proc. Linnean Soc. of New South Wales. Ser. II. Vol. 9. 1894. pag. 635. — vz. Abstract. Ibid. Oct. 31. 1894. pag. I—II.

149. Smith, G. Elliot, The morphology of the Smell-Centre. Anat. Anz. Bd. 11. 1896. pag. 49.
149a. Derselbe, The Connection between the Olfactory Bulb and the Hippocampus. Ebenda. Bd. 10. pag. 470. 1895.
150. Derselbe, The Cerebrum of the Marsupial Mole (Notoryctes typhlops). Zool. Anz. 1895. 18. Jahrg. pag. 480. — V. a. Transact. of the R. Soc. of South Australia. 1895.
151. Derselbe, The origin of the Corpus callosum: a comparative study of the hippocampal region of the Cerebrum of Marsupialia and certain Cheiroptera. Transact. Linnean Soc. London. Vol. VII. Pt. 3. pag. 47. 2 Pl. 1897.
152. Derselbe, The structure of the cerebral hemisphere of Ornithorhynchus. Journ. of anat. and phys. 1896. Vol. 30. pag. 465.
152a. Derselbe, The morphology of the true limbic lobe, corp. callosum, septum pelluc. and fornix. Ibid. pag. 157, 185 u. 450.
152b. Derselbe, The fornix superior. Ibid. 1897. Vol. XXXI, pag. 80.
152c. Derselbe, The brain of a foetal Ornithorhynchus. P. I. The fore-brain. Anat. Journ. Micr. Soc. Vol. 39.
153. Derselbe, Notes upon the Morphology of the Cerebrum and its Commissures in the Vertebrate Series. Anat. Anz. Bd. 11. 1896. pag. 91.
154. Derselbe, The Fascia dentata. Anat. Anz. XII. Bd. pag. 119. 1896. 5 Figg.
154a. Derselbe, The Morphology of the Indusium and Striae Lancisii. Ibid. XIII. Bd. 1897. pag. 23. 3 Figg.
155. Derselbe, The relation of the fornix to the margin of the cerebral cortex. Journ. of anat. and phys. 1898. Vol. 32. pag. 23.
156. Derselbe, Further observations upon the Fornix, with special reference to the brain of Nyctophilus. Journ. of anat. and phys. 1898. Vol. XXXII. Pt. 2. pag. 231.
156a. Derselbe, The brain in the Edentata. Transact. Linnean Society. 2. Series „Zoology", Vol. VII. 1898. 4.
157. Derselbe, Further observations on the Anatomy of the Brain in the Monotremata. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXXIII. pag. 309. 1899.
158. Smith, C. W., Duality of the Brain. Cleveland med. Gaz. Vol. XII. pag. 27. 1897.
159. Snell, Otto, Das Gewicht des Gehirnes und des Hirnmantels der Säugetiere in Beziehung zu deren geistigen Fähigkeiten. Münchener med. Wochenschr. 39. Jahrg. 1892. pag. 98. (Nach einem Vortrage in der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München vom 1. Dezember 1891.)
160. Solovtzoff, N., Des difformités congénitales du Système nerveux central. 28 Photogr. 5 Figg. Nouv. Iconographie de la Salpêtrière. 1898. pag. 368.
161. Sperino, G., Anatomia del Cimpanzé (Anthropopithecus troglodytes Trouessart) in rapporto con quella degli altri Antropoidi e dell' Uomo. Torino 1897. 8. 15 Tav.
162. Derselbe, Contributo allo studio del cervello del Gibbone „Hylobates lar". Giorn. della R. Accad. di Med. di Torino 1898. N. 12. Torino 1899.
163. Spitzka, Edw. C., Note on the Localisation of tactile Impression of in the Brain. The Lancet 1895. pag. 141.
164. Stanley, E. G., An Illustration of the taxonomic Application of Brain Measurement. Journ. of Comp. Neurol. Vol. 2. 1892. pag. 158.
165. Steiner, J., Über die Entwickelung der Sinnessphären, insbesondere der Sehsphären auf der Grosshirnrinde des Neugeborenen. Sitzungsber. d. k. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin. 1895. pag. 303.
166. Sterne, Carus, Hirngewicht und Intelligenz. Prometheus. Jahrg. 8. Nr. 391 u. 392. 1897.
167. Stirling, Description of a new genus and Species of Marsupialia: Notoryctes typhlops. Transact. of the R. Soc. of South Australia. Vol. 14.

168. Stricker, G., Über die Centren der Splanchnici. Wiener med. Blätter. Jahrg. 17. Nr. 28. pag. 383. 1894.
169. Strümpell u. Jakob, Neurologische Wandtafeln zum Gebrauch beim klinischen, anatomischen und physiologischen Unterricht. 13 farbige Tafeln mit Text. München 1897.
170. Symington, J., The cerebral Commissures in the Marsupialia and Monotremata. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 27. P. I. pag. 69. 1893. V. a. Report of the 62. Meeting Brit. Ass. f. the Adv. of Sc. Edinburgh. Aug. 1892.
171. Derselbe, Demonstration of sections of the brain of Echidna (Proc. anat. Soc. Gr. Brit. and Irel.) Journ. of anat. and Phys. Vol. 30. P. 4. pag. XX. 1896.
172. Thomson, W. H., Relations of the cerebral Cortex to Sensation. Journ. of the nervous and mental Diseases. Vol. 20. pag. 333. 1895.
173. Tricomi, Su dieci cervelli di criminali. Riforma med. Nr. 2. pag. 773. 1898.
173a. Turner, Wm. The Cerebrum of Ornithorhynchus. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 26 and Vol. 30. pag. 280.
174. Verga, A., Studi anatomici sul cranio e sull' encefalo psichologici e freniatrici. Vol. I. (Parte anatomica). Milano 1897. 446 pag.
175. Vialet, N., Les centres cérébraux de la Vision et l'appareil nerveux visuel intracérébral. Paris. 4. 335 pag. 1893. (Thèse). Avec planches. — V. a. Annales d'oculistique. T. 111. 1894. pag. 161.
176. Waller, Aug. D., On the functional Attributes of the cerebral Cortex. Brain, a Journ. of Neurol. P. 59 and 60. 1892. pag. 339.
177. van Walsem en Lemej, N. J., Een geval van pseudohypertrophia cerebri. Feestbundel uitgegeven door de Nederlandsch Vereeniging voor Psychiatrie ter eeve van haar 25-jaris bestaan. C. N. Teulings, Hertogenbosch. pag. 211. 3 T. 1896.
178. Weber, M., Vorstudien über das Hirngewicht der Säugetiere. Festschr. f. C. Gegenbaur. Bd. 3. 1896. pag. 103. — S. a. Kon. Akad. van Wetenschapen te Amsterdam. 31. Okt. 1896.
179. Weinberg, R., Das Gehirn der Letten. Vergleichend anthropologisch bearbeitet. Text u. Atlas. Herausg. unter Mitwirkung des lettischen Vereins in Riga. 206 pag. 1897.
180. Whitaker, J. R., Anatomy of the Brain and Spinal Cord. 2. Edit. Edinburgh 1892. 8. 189 pag. 40 Pl.
181. Wilder, Burt G., Some neural and descriptive terms. Anat. Anz. Bd. XIII. 1897. pag. 183.
182. Derselbe, Neural terms international and national. Journ. of compar. Neurol. Vol. VI. 1896. pag. 216.
183. Derselbe, The definitive encephalic segments and their designations. Amer. Neurol. Assoc. 1897. New York med. Record. Vol. 51. pag. 744.
184. Derselbe, The source of Metencephalon and other Latin names for the encephalic segments. Anat. Anz. Bd. XIV. 1897. pag. 31. 1898.
185. Wilson, T. Stacey, Three projection drawings of the Brain. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 28. 1894. pag. 228. 3 Figg.
186. Wlassak, Die Centralorgane der statischen Funktionen des Acusticus. Centralbl. f. Phys. Bd. 6. 1892. pag. 457.
187. Wood, Wallace, Sub-occipital Lobe in the brain. Lancet 1898, Febr. 26. Nr. 3887. pag. 567.
188. Ziehen, Th., Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. Teil I. Makroskopische Anatomie. Jena, G. Fischer. 4. 187 pag. 96 Figg. 1897.
189. Zingerle, H., Über die Bedeutung des Balkenmangels im menschlichen Grosshirn. Arch. f. Psych. u. Nervenheilk. Bd. 30. pag. 400. 1898.

190. Zoja, G., Sopra quattro crani e cervelli di persone nonagenarie e centenarie. Rend. del R. Ist. lombardo delle Sc. e lett. Ser. II. Vol. 27. pag. 14. 1894.

Dem Berichte in den Jahrgängen 1895 und 1896 der „Ergebnisse" über Hirnwindungen und Hirnfurchen lassen wir bereits jetzt einen neuen über dasselbe Thema folgen, in Anbetracht insbesondere der wichtigen Arbeiten, welche jüngst von A. Froriep, G. Retzius, Elliot Smith und Th. Ziehen über diesen Gegenstand erschienen sind. Da die Hirnkommissuren in naher Beziehung zur Ausgestaltung der Hirnoberfläche stehen, so sollen auch diese hier Berücksichtigung finden. Auch über das Hirngewicht lässt sich nunmehr, nach den bemerkenswerten Mitteilungen von Eugen Dubois, etwas sagen, was der Mühe wert ist. — Die Arbeit A. Frorieps wird in dem Berichte über „Topographie" ihre Erledigung finden. Um das Litteraturverzeichnis der letzten 10 Jahre möglichst vollständig zu gestalten, sind noch Nachträge zu dem im Jahrgange 1895 enthaltenen Kataloge gegeben worden.

Wir beginnen mit dem grossen Werke Ziehens über die Gehirne der Monotremen und Marsupialier, dessen erster Teil vorliegt, und zwar mit den Hirnfurchen und Windungen.

Ziehen hatte das Material der Semonschen Forschungsreise in Australien erhalten und hat dasselbe gründlich durchgearbeitet. Ihm standen zur Verfügung: 26 Gehirne von Echidna hystrix Geoff., 10 Gehirne von Ornithorhynchus paradoxus Blumenb., 4 Gehirne von Macropus rufus Benn., 2 Gehirne von Macropus ualabatus Less., 7 Gehirne von Aepyprymnus rufescens Garr., 1 Gehirn von Petaurus sciurus Desm., 9 Gehirne von Pseudochirus peregrinus Thos., 5 Gehirne von Phascolarctus cinereus Goldf., 5 Gehirne von Perameles obesula Geoff., 1 Gehirn von Dasyurus geoffroyi Gould., 2 Gehirne von Didelphys virginiana Shaw. Ferner verglich Ziehen noch eine Anzahl Gehirne verschiedener Species von Macropus in der Sammlung des Royal College of Surgeons in London.

Vorweg die Bemerkung, dass Ziehen ausdrücklich auf die Schwierigkeiten aufmerksam macht, welche sich durch die Unterscheidung eines Rhinencephalon und eines Pallium herausstellen (siehe „Ergebnisse" — Hirnwindungen — 1895). Bekanntlich haben Broca und insbesondere Sir Wm. Turner Gewicht auf diese Unterscheidung gelegt und dieselbe begründet.

Aus der Anmerkung zu pag. 6 bei Ziehen, welche er der Mitteilung E. Smiths, 152a, entlehnt, führe ich, als historisch bemerkenswert, den Begriff des Rhinencephalon entwickelnd, folgendes an. Gerdy (1838) beschrieb zuerst eine „Circonvolution annulaire", Foville (Traité compl. de l'anat.), eine „Circonvolution de l'ourlet", im wesentlichen das,

was ich nach Fr. Arnold als „Gyrus fornicatus" bezeichnete (s. Das Gibbonhirn, Festschr. f. Rudolf Virchow, Berlin 1891). Owen, der den Namen „Rhinencephalon" gab, verstand darunter Bulbus + Tractus + Radices olfactorii; Broca zog zu diesem Owenschen Rhinencephalon die Circonvolution de l'ourlet Fovilles und die Substantia perforata anterior hinzu, Schwalbe, Neurologie, die Fascia dentata, das Septum pellucidum, Fornix und Fimbria, Zuckerkandl die Gyri supracallosus, geniculi und subcallosus. Vergl. „Ergebnisse 1895 u. 1896".

Ziehen weist nun darauf hin, dass, wenn man den Lobus piriformis der niederen Säuger [= „Uncus" der Primaten[1]] und die Substantia perfor. ant. zum Riechgehirn rechnet, man auch bei einzelnen anosmatischen Mammalieren, z. B. einigen Cetaceen, ein Rhinencephalon finde. Dies war auch schon Turner nicht entgangen. Ferner ist im Lobus piriformis nicht nur ein Riechcentrum, sondern auch ein Schmeckcentrum zu sehen, und die Beziehung der Substantia perf. ant. zur Riechfunktion ist noch nicht nachgewiesen. Auch beanstandet Ziehen die Behauptung von Elliot Smith, dass der histologische Bau im Rhinencephalon allenthalben übereinstimme; die Substantia perforata anterior habe einen wesentlich anderen Bau als der Lobus piriformis[2]). Die makroskopische Kontinuität der Subst. perf. ant. und des Lob. pirif., welche bei Carnivoren und Ungulaten auffällt, beruhe offenbar auf der Thatsache, dass die Riechwurzeln über die Subst. perf. hinwegziehen und in den Lob. pirif. einstrahlen; es handle sich also nur um eine scheinbare Kontinuität.

Wenn schon Owen, Turner, Wilder und Schaefer unter Rhinencephalon verschiedenes verstanden haben, so ist dasselbe noch neuerdings bei Hill und Elliot Smith der Fall.

Ziehen verzichtet demgemäss auf eine scharfe Trennung von Rhinencephalon und Pallium; nur im topographischen Interesse will er die Bezeichnung „Rhinencephalon" für die basalwärts von der Fissura rhinalis lateralis gelegene Rindenregion benutzen. Was also Ziehen

---

1) Andere Bezeichnungen hierfür sind noch: „Lobus hippocampi" — so z. B. auch Gegenbaur, vergl. Anat. d. Wirbeltiere. 1898. Bd. I. — „Protuberantia natiformis" und „Tuber rhinencephali" oder „Tuber hippocampi", wie Ziehen in der Erklärung der Ornithorhynchushirn-Figuren (25 u. 26) sagt, während er im Text (pag. 37) nur von „Tuber rhinencephali" spricht. —

Hier will ich noch wegen der bei Ziehen, Elliot Smith und Retzius zumeist verwendeten Schreibweise „Lobus pyriformis" (statt „piriformis") bemerken, dass sie unzulässig ist, wenn das Wort „birnförmig" bedeuten soll. „Birne" heisst lateinisch „pirum", nicht „pyrum"; πυρός, welches man heranziehen könnte, heisst „Waizen", πῦρ, Feuer. Beides passt nicht. „Birne" heist im Griechischen: ἄπιον, ὄχνη oder ἄχρας. Es sollte also „piriformis" geschrieben werden, da nur dieses dem Sinne entsprechen kann.

2) Elliot Smith (Nr. 157. S. 336) verwahrt sich energisch gegen die Behauptung Ziehens, dass er (Smith) jemals dem Lobus piriformis und der Substantia perforata anterior denselben Bau zugeschrieben habe; Smith hat, so viel ich bei ihm lese, darin auch Recht.

Rhinencephalon nennt, ist das in Fig. 3 sichtbare punktierte Stück des Gehirns, abzüglich des Lobus olf. und des Tuberculum olfactorium; er nimmt also das Rhinencephalon in einem weit mehr eingeschränkten Sinne, als z. B. Broca, Turner, Gegenbaur, siehe dessen Figg. 479 A. und B. l. c., und Zuckerkandl. An diesem Rhinencephalon wird nun noch

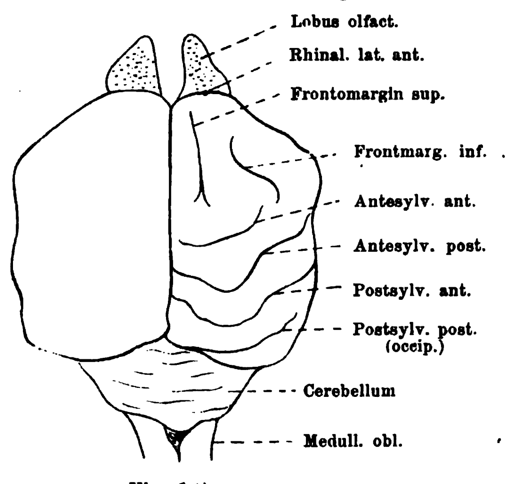


Fig. 1[1]).

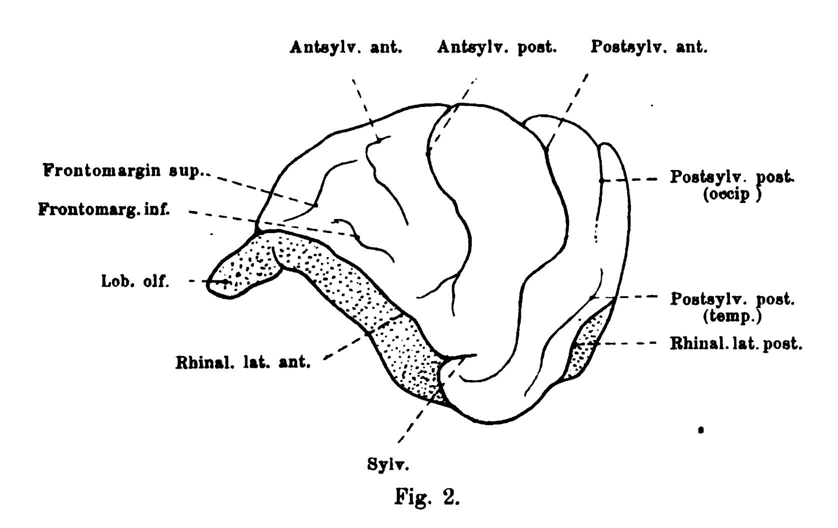
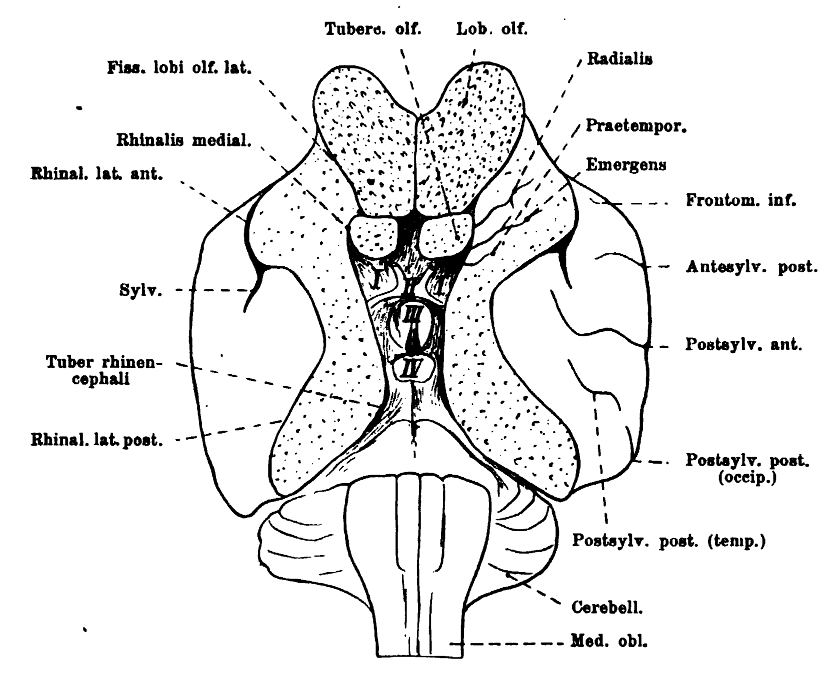


Fig. 2.

ein vorderer von einem hinteren Teile unterschieden (Rhinencephalon anterius und posterius). Das Rhinencephalon anterius enthält die Bildungen, welche man als Tractus und Gyri olfactorii (Retzius, siehe weiter unten), unterschieden hat, das Rhinencephalon posterius entspricht

[1]) Fig. 1—5 nach Ziehen Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialer. Jena 1887.



I Substantia perforata ant., II Chiasma opticum, III Tuber ciner., IV Corpus mamillare.

Fig. 3.

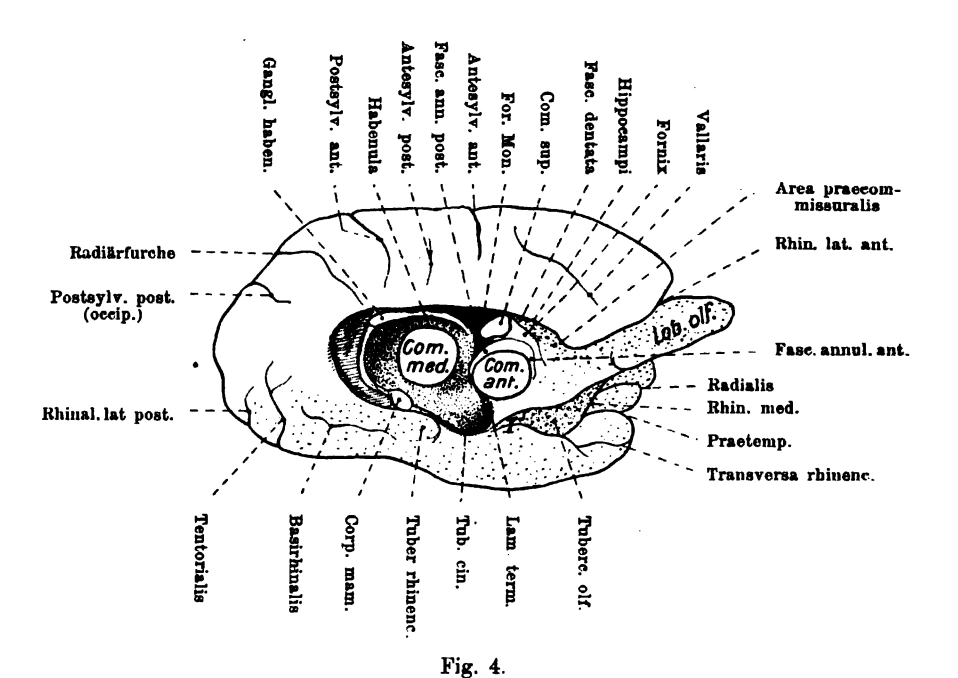


Fig. 4.

dem basalen Teile des Gyrus hippocampi der Primaten, insbesondere dem Uncus = Lobus hippocampi.

In den hier beigegebenen halbschematischen Figuren vom Echidna-Gehirn, welche nach den Zeichnungen Ziehens, unter Zuziehung der Abbildungen von G. Retzius, entworfen sind, habe ich dieses Rhinencephalon im Sinne Ziehens, sowie den Lobus olfactorius mit dem Tuberculum olfactorium durch eine feine Punktierung hervorgehoben. Zur Orientierung am Gehirn des Ameisenigels kann dies sehr wohl dienen (Fig. 1—4).

Ziehen giebt den Furchen des Echidna-Gehirns vielfach neue Namen, um nicht durch die Nomenklatur unbegründete Vorstellungen über die etwaigen Homologien zu erwecken. Retzius (130) verwendet die Ziehenschen Bezeichnungen ebenfalls. Es werden folgende Furchen unterschieden

1. Fissura sylvii (Fig. 2 u. 3 = Sylv.).

2. F. rhinalis lateralis anterior und posterior (Fig. 2, 3 und 4 = Rhinalis lat. ant. u. post.).

3. F. rhinalis medialis = Rhinalis medial. oder Rhin. med. (Fig. 3 u. 4.).

4. F. lobi olfactorii lateralis (Fig. 3 = Fiss. lobi olf. lat.).

Diese Furchen trennen das Rhinencephalon (in dem vorhin angegebenen Sinne gedacht) von dem übrigen Grosshirn (s. Fig. 2, 3 u. 4). Was die sehr kurze Fossa sylvii anlangt, so will Ziehen mit diesem Namen keine bestimmte Homologie mit der Fossa sylvii der Placentarier ausgedrückt wissen. Auch Turner (Ergebnisse 1895, Litt.-Nr. 143 u. 144) sagt nur: „may perhaps represent the Sylvian fissure.“ Nach Ziehen sollen sich die Insektivoren und Ungulaten am meisten zum Vergleiche mit den Monotremen eignen. Das, was hier von Krueg (1895, Litt. 245 u. 246) als „pseudosylvischer Fortsatz der Fissura rhinalis“ bezeichnet wird, ist identisch mit der Fissura sylvii von Echidna[1]). Man müsste diese also als „Fissura pseudosylvia“ bezeichnen. Immerhin meint Ziehen von einem anderen Gesichtspunkte aus doch auch die Bezeichnung „Fissura sylvii“ verteidigen zu können (l. c. pag. 15 ff.). Ich gehe gleich hier auf die betreffende Argumentation ein: Ziehen betont zunächst, dass die Vallecula sylvii von der Fissura (Fossa) sylvii zu scheiden sei. Die Vallecula bezeichnet eine Einsenkung des Rhinencephalons, die Fissura sylvii gehört zum Pallium (vgl. Waldeyer, Gibbonhirn, Litt. 1895, Nr. 279 u. Ziehen, ebenda Nr. 286a). Unzweifelhaft entspricht die Einbuchtung des Rhinen-

[1]) pag. 15 sagt Ziehen wörtlich (pag. 15): „Krueg deutete sie richtig als pseudosylvischen Fortsatz der F. rhinalis. Mit diesem ist die Fiss. sylvii des Echidna-Gehirns identisch“. (Den Sperrdruck habe ich veranlasst.) Wir werden alsbald sehen, dass Ziehen sich später (pag. 150 ff.) sehr viel vorsichtiger ausdrückt.

cephalons, welche bei den meisten Beutlern unterhalb der Flexura sylvica der Fiss. rhinalis lat. liegt, der Vallecula sylvii der Placentarier.

Was die Fissura sylvii anlangt, so hat sie bei den Primaten, von denen wir ausgehen, drei Haupteigentümlichkeiten: 1. ist sie keine einfach gebildete Furche, sondern durch Überwallung der Insel entstanden, 2. entspricht ihr Boden, i. e. die Insel, genau im frontooccipitalen Durchmesser dem Linsenkerne, 3. enthält die Fissura sylvii die Hauptäste der Arteria cerebri media. Bei den Primaten ist die Fiss. rhinalis ant. verkümmert, die rhinalis post. auf den Schläfenlappen beschränkt; dadurch wird die Verbindung der Vallecula und Fissura sylvii vorgetäuscht. Mit der Rückbildung der Insel, s. Carnivoren — der Übergang ist durch die Prosimier gegeben — treten Fiss. rhin. lat. anter. und post. zusammen, indem die anterior sich mehr ausbildet; die Art. cerebri media liegt hier (Carnivoren) noch in der Tiefe der als Fissura sylvii bezeichneten Furche; die Homologie mit den Primaten ist hier noch sicher. Auch bei den Ungulaten ist die Homologie noch unzweifelhaft, obwohl sich manche Abweichungen ausgebildet haben: die F. rhinalis lat. ant. und post. sind vereinigt, die Insel liegt völlig frei, die Fiss. sylvii ist von der Fissura rhin. lat. getrennt; sie zerfällt in einen Processus acuminis, einen Ram. inf. ant. und inf. post. Die Überwallung und die Beziehungen zur A. cerebri media sind aber noch dieselben. Bei Bos und Sus tritt nun regelmässig hinter der Frontalebene des Ram. inf. post der F. sylvii eine aus der oberen Lippe der Fiss. rhin. lat. entspringende, senkrecht nach oben ziehende Furche auf, welche Ziehen als „pseudosylvischen Fortsatz" der F. rhinalis lat. bezeichnet. Am Rhinencephalon und angrenzenden Pallium sind stets mehrere Gefässfurchen. — Bei den Rodentia ist nur bei wenigen Arten (Aulacodus, Lagostomus, Sphingurus) die Gegend der Fiss. sylvii durch eine Depression angedeutet, eine Fissura sylvii fehlt ganz. Dagegen finden sich immer, von der Fissura rhin. lat. ausgehend, zahlreiche von Ästen der Art. cerebri media herrührende Gefässfurchen.

Bei den Marsupialiern bestehen die gleichen Verhältnisse: eine Überwallungsfurche und Beziehungen zum Linsenkerne fehlen; man hat nur die mit der Art. cerebri media zusammenstehenden Gefässfurchen, und unter diesen besonders eine, welche Ziehen in seinen Abbildungen mit FS, oder (an einigen Gehirnen, wo sie abweichend läuft) mit ψ bezeichnet. Ziehen meint, dass diese phylogenetisch sich wohl zur Fissura sylvii habe entwickeln können, was man, im Hinblicke auf die Rodentia und Ungulaten wohl zugeben kann. Das Ornithorhynchus-Gehirn zeigt dieselben Verhältnisse und schliesst sich in dieser Beziehung an die Nagetiergehirne an. Bei Echidna ist eine bestimmte Deutung sehr schwierig,

indem die als Fiss. sylv. (Sylv. in den Figuren) bezeichnete Furche sowohl als Homologon der Fiss. pseudosylvia von Bos und Sus, wozu Ziehen am meisten neigt, als auch als Homologon der echten sylvischen Furche, im Anschlusse an das Verhalten der Rodentia, aufgefasst werden könnte. Ziehen fährt dann wörtlich fort: „Indessen ist eine solche Fragestellung meines Ermessens überhaupt nicht zulässig. Alle meine Untersuchungen deuten darauf hin, dass die Monotremen sich schon sehr früh von dem Hauptstamm der Säugetiere abgezweigt haben und einen selbständigen Entwickelungsweg gegangen sind. Echidna ist eine der spezialisiertesten, vorgeschrittensten Formen der Monotremen. Man wird also hier mit dem Anspruch auf Homologien bescheiden sein müssen. Es muss daher genügen, wenn nachgewiesen wird, dass Echidna ebenfalls eine Furchenbildung zeigt, welche im allgemeinen an die Gestaltungen des sylvischen Furchungsgebiets der Placentalier und Marsupialier erinnert." Weiter kann man sicherlich nicht gehen, und auch dies ist noch sehr unsicher, wenngleich man, selbst nach den Worten Gegenbaurs, der nicht geneigt ist, weitgehende Homologien zuzulassen — s. vergl. Anatomie der Wirbeltiere Bd. I, Kap. „Hirnfurchen" pag. 763 ff. — gewisse fundamentale Furchen- und Windungsbildungen, Fiss. rhinalis, hippocampi u. a., in der Säugetierreihe vergleichen kann. Ob hierzu eben die Fissura sylvii gehört, das bleibt fraglich. Ich habe jedoch absichtlich die Besprechung, welche Ziehen dieser Furche widmet, ausführlicher mitgeteilt, um bei diesem so wichtigen Gegenstande den gegenwärtigen Stand der Dinge darzulegen.

Die Furche, welche das Tuberculum olfactorium Kölliker (Fig. 3 u. 4) vom Lob. olf. trennt, rechnet Ziehen zur Fiss. rhinalis medialis, in welche sie lateralwärts übergeht. Bei der Betrachtung des Medianschnittes, Fig. 4, ergiebt sich, dass die F. rhin. medialis auf den Lob. olf. übergeht und fast bis zu dem auf der medialen Hemisphärenfläche sichtbaren Ende der F. rhin. lat. ant. reicht, sodass hier der Lob. olfact. gut von dem Pallium getrennt ist. Weniger deutlich ist die Abgrenzung lateral- und occipitalwärts; hier liegt als Trennungsmarke die F. lobi olf. lateralis (Fig. 3); diese lässt sich aber in die obere Fläche des Rhinencephalon anterius, welche in der tiefen F. rhin. lat. anterior versteckt ist, nicht mehr deutlich verfolgen (Fig. 3 kann zur Veranschaulichung herangezogen werden, obwohl die obere Fläche hier nicht sichtbar ist, ferner auch Figg. 1, 2 u. 4). Die Trennungsfurche zwischen Lob. olf. und Tuberc. olfactor. geht übrigens, s. Fig. 3, auch in die Fiss. lobi olf. lat. über.

Elliot Smith und Retzius sollen nach Ziehen das Tuberculum olfactorium als Subst. perforata (Vicq d'Azyr) nehmen, wogegen E. Smith, wie ich finde, mit Recht sich verwahrt, s. Anm. S. 372. Auch

Retzius nimmt nur das Koellikersche Tuberculum olfactorium als solches und fasst die in Fig. 3 mit I bezeichnete Substanz als „Lemniscus diagonalis“, gleichwertig der Brocaschen „Bande diagonale“. Herrick (Erg. 1895, Nr. 237 u. 239) bezeichnet bei Didelphys das Tuberculum olfactorium als „postrhinal lobe“.

Wie die Figuren zeigen, liegt uns in der Fissura rhinalis lateralis die grösste und am meisten augenfällige Furche des Echidnahirns vor. Wo sie mit der F. sylvii zusammentrifft, scheidet sie sich in ihre beiden, bei Echidna zusammenstossenden Äste, die F. rhin. lat. anterior und posterior.

Bezüglich der übrigen genannten Furchen ist nichts Besonderes mehr hinzuzufügen. Wir kommen bei Besprechung der Retziusschen Abhandlungen darauf zurück.

Innerhalb des Rhinencephalon (das Wort im Ziehenschen Sinne gefasst) unterscheidet Ziehen folgende Furchen:

5. Fissura radialis (Radialis Fig. 3 u. 4).
6. Fissura praetemporalis (Praetempor. Fig. 3 u. 4).
7. Fissura emergens (Emergens Fig. 4).
8. Fissura transversa rhinencephali (Fig. 4).
9. Fiss. basirhinalis (Basirhinalis, Fig. 4).
10. Fiss. tentorialis (Tentorialis Fig. 4).

Die Fissura emergens habe ich nach einer Figur von Retzius eingezeichnet; Ziehen bildet sie nicht ab. Auf die Deutung, welche Retzius diesen Furchen und den von ihnen umsäumten Gyris giebt, komme ich zurück.

Am Pallium sind nachstehende Furchen unterschieden worden:

11. Fissura frontomarginalis super. (Fig. 1 u. 2).
12. Fissura frontomarginalis infer. (Fig. 1, 2 u. 3).
13. Fissura antesylvia anterior (Fig. 1, 2 u. 4).
14. Fissura antesylvia posterior (Figg. 1, 2, 3 u. 4).

Von 13 u. 14 geht ein Stück auf die mediale Hemisphärenwand über, mitunter von der Hauptfurche getrennt (s. Fig. 4).

15. Fiss. postsylvia anterior (Figg. 1, 2, 3 u. 4).

16. Fiss. postsylvia posterior. Diese zerfällt in eine Pars temporalis und occipitalis mit verschiedenen Varianten (Fig. 1 Pars occipitalis, Fig. 2 beide Teile, Fig. 3 beide Teile, Fig. 4 Pars occipitalis). — Die Fissura postsylvia anterior ist eine der grössten Furchen des Echidna-Hirns.

Ziehen unterscheidet nun noch eine zuweilen vorkommende

17. Fiss. postsylvia·postrema (nicht abgezeichnet) und mehrere inkonstante Radiärfurchen, von denen eine (Fig. 4, Radiärfurche) abgebildet ist.

An der medialen Fläche sind noch sichtbar im Pallium die

18. Fissura vallaris (Fig. 4) und die Fissura hippocampi (Fig. 4); sie schneidet zwischen der Fascia dentata und dem Pallium in das letztere ein; neben der Fascia dentata läuft der Fornix mit Fimbria, zwischen beiden sieht man ebenfalls eine seichte Furche, Fissura fimbriodentata; diese Teile verschwinden auf dem Medianschnitte (Fig. 4) oberhalb und lateral von der Commissura superior.

Das Gehirn von Ornithorhynchus parodoxus Blumenb. hat in neuester Zeit zwei eingehende Beschreibungen erfahren, die durch Abbildungen unterstützt sind, von Elliot Smith und von Ziehen. Im ganzen zeichnet sich dasselbe durch seine grosse Breitenentwickelung aus, die besonders an der Medulla oblongata auffällig ist; das Kleinhirn ist (nach Ziehen) noch weniger vom Grosshirn bedeckt, als bei Echidna, das Rhinencephalon ist weit weniger entwickelt; doch muss (Elliot Smith) Ornithorhynchus noch zu den makrosmatischen Tieren gerechnet werden.

Besonders ausgezeichnet ist das Hirn des Wasserschnabeltieres durch den völligen Mangel an Furchen im Pallium und das fast völlige Fehlen einer Abgrenzung (Niveaudifferenz) zwischen Hirn und Schläfenteil an der Basalfläche. Im ganzen ist das Gehirn erheblich kleiner als bei Echidna.

Die Furchen beschränken sich auf eine Andeutung der Fissura Sylvii, die in Gestalt einer seichten Depression, ähnlich wie bei einem embryonalen Primatengehirn, hervortritt, und auf diejenigen Furchen, welche das Rhinencephalon vom Pallium abgrenzen und die Hauptteile des ersteren von einander trennen: Fissura rhinalis lateralis anterior und posterior und Fissura rhinalis medialis. Eine Fissura bulbi olfactorii lateralis ist nicht deutlich unterscheidbar, da der Bulbus olfactorius (nach Ziehen) gegen das Rhinencephalon nicht gut abgegrenzt sein soll. In seiner Fig. 12 pag. 487, Journ. of anat. and phys. Vol, 30 (Nr. 152 des Litt.-Verz.) bezeichnet E. Smith die als Fissura Sylvii angesprochene Depression als „Vallecula Sylvii“ und sagt im Text (Nr. 157, pag. 313) „Opposite the middle of the anterior arc of the lobus pyriformis a shallow furrow (f) proceeds obliquely outward and backward. In it the middle cerebral artery is placed and it may be analogous to the fossa sylvii of other mammals.“

Das Rhinencephalon zeigt zwei deutliche Winkelbiegungen, die eine etwa auf der Mitte der Basalfläche, sodass dadurch eine Scheidung in ein Rhinencephalon anterius und posterius sehr deutlich wird, die zweite da,

wo das Rhinencephalon posterius an der hinteren Hemisphärengrenze auf die mediale Hemisphärenfläche umbiegt, um sich dort ohne scharfe Grenze an das Pallium anzuschliessen. An dieser Stelle liegt die von Ziehen als Tuber rhinencephali bezeichnete, auch von E. Smith hervorgehobene, Anschwellung — s. w. u. — Eine Fissura hippocampi, an welcher noch durch die Einlagerung einer Fascia dentata eine Fissura fimbriodentata abgespalten wird, findet sich wie bei Echidna; desgleichen die Habenula mit einem deutlichen Ganglion habenulae; zwischen diesen Bildungen und dem Fornix die Fissura chorioidea. Die Fissura hippocampi verläuft mit ihrem temporooccipitalen Ende auf der oberen Fläche des gleichen Rhinencephalon-Endes und reicht bis auf 3—4 mm an das Tuber rhinencephali heran. Alle etwa sonst noch erscheinenden Furchen sind nur als Gefässfurchen anzusehen.

Elliot Smith, dem als Australier die respektable Zahl von siebenzig aufs beste konservierter Gehirne von aplacentalen Säugetieren zu Gebote standen, ergänzt für Ornithorhynchus in manchen Punkten die Beschreibung Ziehens; dessen Anatomie des Echidnahirns erklärt er für ausgezeichnet; bei Ornithorhynchus seien, namentlich in der Deutung der Hirnnerven, für welche ich auf die Texte verweisen muss, mehrere Irrtümer untergelaufen.

E. Smith hebt die grosse Ähnlichkeit der Dorsalansicht des Ornithorhynchushirns mit einem Vogelhirn hervor. Das Kleinhirn bedecke — entgegen der Angabe Ziehens — gänzlich den vierten Ventrikel, so dass man, ohne das erstere emporzuheben, die Öffnung des Centralkanales in den Ventrikel nicht sehen könne

Der Bulbus olfactorius ist mit dem rückwärts liegenden Teile des Hirns durch eine verjüngte Partie, den Pedunculus olfactorius, verbunden. Dieser Pedunculus spaltet sich in zwei Züge, von denen der mediale sich auf die mediale Hemisphärenfläche fortsetzt, während der laterale grössere auf der Basalfläche zum Lobus piriformis (Elliot Smith schreibt auch fälschlich: „Lob. pyriformis“) wird. Beide Züge umfassen das Tuberculum olfactorium. Hinter diesem Tuberculum olfactorium zeigt sich ein vertieftes vierseitiges Feld, das als „locus perforatus anticus“ (Substantia perforata antica BNA) anzusprechen ist. Dies Feld ist vom Boden des Zwischenhirns durch eine schief laufende Furche getrennt; zwischen dieser Furche und dem Chiasma opticum findet sich ein zweites Feld, die von Retzius (Menschenhirn, 1896) so genannte „Area terminalis“. Der mediale Teil dieser Area terminalis wird vom ventralen Ende der Lamina terminalis gebildet.

Für den Lobus flocculi des Kleinhirns besteht eine tiefe Depression an der ventralen Fläche des hinteren Pallium-Randes. — Die von Ziehen adoptierte Unterscheidung und Bezeichnung einer „Area praecommissuralis" rührt von Elliot Smith her.

An der seitlichen und unteren Fläche des Bulbus olfactorius zeigt sich eine tiefe Furche, welche schief über diese Fläche verläuft und einer Einfaltung der Wand des hohlen Bulbus entspricht, wie sie E. Smith jüngst auch von Orycteropus beschrieben hat. An den von Ziehen untersuchten Exemplaren des Ornithorhynchus-Hirns muss, der Vergleichung zwischen Ziehens und E. Smiths Abbildungen und des letzteren Darlegung zufolge (pag. 335 Nr. 157) der Bulbus olfactorius arg beschädigt oder gar zum Teil oder ganz verloren gegangen sein, denn derselbe springt (nach E. Smith und auch auf den Abbildungen der früheren Beschreiber, Meckel, Owen, Hill, Turner) deutlich über das Stirnhirn vor und ist auch vom Rhinencephalon deutlich abgesetzt.

Die Fissura rhinalis medialis (endorhinalis), welche das Tuberculum olfactorium von dem Lobus piriformis trennt, erstreckt sich nach E. Smith bei Ornithorhynchus so weit nach hinten, dass sie die Substantia perforata anterior völlig vom Lobus piriformis trennt. Bei Echidna ist dies nicht der Fall, und somit steht hier die Subst. perf. ant. in freier Verbindung mit dem Lobus piriformis, wie auch bei allen übrigen Säugern. Ziehen will dies bestreiten; doch hält es E. Smith in seiner neuesten Mitteilung (157, pag. 338) aufrecht.

Die von Elliot Smith (157 Taf. X, XI, XII) gegebenen Abbildungen des Hirn von Ornithorhynchus sind sehr eingehend, klar und bestimmt, offenbar die besten bis jetzt gelieferten.

Wir wenden uns zunächst zu den Furchen und Windungen der **Beuteltiergehirne** und folgen hier den Angaben von Ziehen.

Bei den Beutlern bestehen die Fissurae rhinalis, die Fissura Sylvii und hippocampi, mit der darin liegenden Fascia dentata wie bei Echidna (vergl. Figg. 1—4 und 5). Vor der Fissura Sylvii liegt (Macropus rufus, Fig. 5) die Furche α, dahinter β; letztere ist die ausgedehntere und spaltet sich gewöhnlich in zwei Äste; der hintere Ast γ kann sich ganz loslösen und wird deshalb besonders bezeichnet. Die Furche δ läuft β parallel, desgleichen ziemlich genau dem hinteren Mantelrande in einem Abstande von etwa 7 mm. Nicht selten besteht eine Gefässfurche als Verbindung zwischen γ und δ (s. Fig. 5).

An den vorderen Ast von β schliesst sich, meist unterbrochen, die Furche ε an; letztere kann aber auch durch ein seichtes Zwischenstück (χ in Fig. 5) mit β kommunizieren. Von ε entspringt ziemlich nahe der

Mantelkante (9 mm) die frontale Furche ζ, jedoch selten (s. Fig. 5) unmittelbar mit ε zusammenhängend. Auch mit α ist eine scheinbare Kommunikation häufig. Konstant ist die der Fissura rhinalis parallel ziehende Furche η.

Unbeständig sind ϑ, ι, $\varkappa$, λ, μ und ϱ; letztere scheint für $\varkappa$ vikariierend einzutreten.

An der medialen Fläche sind die Endigungen der Fissurae rhinalis anterior und medialis zu unterscheiden, ferner die Fissura hippocampi, welche von oben her die Area praecommissuralis (Elliot Smith) begrenzt, welch' letztere in die Fascia dentata übergeht. Die Fissura hippocampi erstreckt sich weit im Bogen um den sogenannten Hirnhilus (Fissura chorioidea) herum auf der dem Hilus zugewendeten oberen Fläche des

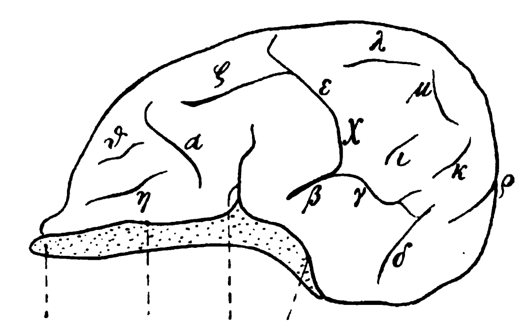


Fig. 5.

Macropus rufus. Seitenansicht. Um 1/3 vergrössert.

Schläfenlappens hin. An die Fascia dentata schliesst sich die Fimbria. Sonstige Furchen kommen an der Medialfläche noch drei vor, die von Ziehen mit σ, τ und υ bezeichnet werden. τ ist die kleinste und vorderste; dahinter liegt, sich rück- und aufwärts wendend, die grosse Furche σ; hinter der Fissura hippocampi zieht υ fast bis zum hinteren Ende des Rhinencephalon hinab.

An der Basalfläche sieht man nur die Fissura rhinalis medialis. — Über den Bulbus olf. von Macropus kann Ziehen keine Angaben machen, da er an allen untersuchten Hirnen beschädigt war.

Von einer Insel ist keine Spur zu sehen, ebensowenig wie bei Echidna und Ornithorhynchus.

Bei Macropus bennetti hing die als Fossa Sylvii anzunehmende Furche nicht mit der Fiss. rhinalis lat. zusammen.

Nach diesen Angaben kann man sich über die Furchen auch der übrigen Beutlergehirne orientieren; bei den meisten Arten sind weniger

vorhanden; arm an Furchen ist Petaurus sciurus. Perameles zeichnet sich durch die grosse Entwickelung seines Rhinencephalon aus, sodass die Fissura rhinalis lateralis ganz auf die Dorsalfläche des Grosshirns hinaufrückt. Dem entsprechend sind auch der Bulbus und das Tuberculum olfactorium stark entwickelt.

Über das Gehirn des so merkwürdigen Beutelmaulwurfs Notoryctes typhlops hat uns Elliot Smith eine treffliche Arbeit geliefert (150). Es besteht ein grosses Riechhirn, sodass die Fiss. rhinalis lateralis ganz verwischt ist; die Fiss. rhinalis med. verhält sich wie bei Perameles. Die Fiss. hippocampi ist kurz, der Sulcus fimbriodentatus liegt ganz frei, die Fascia dentata ist sehr breit, ebenso die Fimbria. Lobus und Tuberculum olfactorium sind stark entwickelt. Perameles und Notoryctes haben ein Tuberculum rhinencephali s. w. u. Die laterale Hirnkonvexität scheint furchenfrei zu sein.

Bei Didelphys haben wir nur eine seichte Depression an Stelle einer Fissura Sylvii. Die Fissurae rhinalis lat. und med. sind vorhanden. Die lat. liegt hoch. Ziehen bezieht sich vielfach auf Herricks Beschreibung.

Vergleichung der Marsupialier-Gehirne untereinander.

Ziehen, und hiermit stimmt auch wohl Elliot Smith, nennt alle bisher untersuchten Beutlergehirne makrosmatisch; im höchsten Grade sind es die Gehirne von Perameles, Dasyurus und Didelphys und, wie ich meine, auch Notoryctes.

Die Vergleichung der Fiss. rhinales ist klar. Was die als solche aufzufassende Sylvische Furche anlangt, so gilt für ihre Deutung das bereits bei Echidna Gesagte. Wo eine Furche fehlt, ist jedenfalls eine seichte Depression vorhanden. In der Fossa Sylvii findet sich stets die Verzweigung der Art. cerebri media. Alle Marsupialier haben die Furche α, auch der fossile Thylacoleo lässt sie erkennen. Die übrigen Furchen der Konvexität, s. Fig. 5, schwanken sehr.

Konstant ist die Fissura hippocampi; sie liegt mehr oder weniger frei und ist mehr oder weniger ausgebildet. Selten fehlt die Furche v der Medialfläche, τ und σ sind weniger beständig.

Vergleichung zwischen Monotremen und Marsupialiern.

Echidna ist wie auch alle Marsupialier makrosmatisch; nach Elliot Smith kann man auch noch Ornithorhynchus so bezeichnen, wenngleich das Wasserleben den centralen Riechapparat sich hat zurückbilden lassen.

Viele Marsupialier haben den basalen Isthmus zwischen den Schläfenlappen, wie die Monotromen. Bei den letzteren liegen aber die Vierhügel verdeckt, während sie bei Perameliden, Dasyuriden und Didelphyiden grossenteils frei sind; vielleicht stehen die Beutler somit noch näher den Promammaliern als die Monotremen. Die Fissurae rhinales können sicherlich bei beiden Ordnungen verglichen werden, ebenso die **Fissura** hippocampi.

Ziehen glaubt auch eine Homologie zwischen der Fissura Sylvii der Beutler und Monotremen zulassen zu dürfen und möchte die Fiss. antesylvia posterior der Furche α und die Fiss. postsylvia ant. und post den Furchen β und δ homologisieren, η und ϑ den Fissurae frontomarginales; die Furche σ ist nach Ziehen die Fiss. vallaris (Echidna), v die Fiss. tentorialis.

Das Tuber rhinencephali, s. w. u., ist bei Ornithorhynchus verkümmert, bei Echidna gut entwickelt, das Tuberculum rhinencephali, s. w. u., fehlt beiden; auch ist bei ihnen die laterale Traktuswurzel im Gegensatze zu derjenigen der Marsupialier nicht genau abzugrenzen.

Vergleichung der Monotremen- und Marsupialiergehirne mit dem Placentaliergehirn.

Ziehen findet die nächsten Anschlüsse an die Insektivoren, insbesondere an Erinaceus. Vor allem kann man eine Homologisierung bis zu den Primaten hinauf bei der Fissura rhinalis lateralis, und bei der Fissura hippocampi und Chorioidea vornehmen. Über die Fossa Sylvii ist schon bei Besprechung des Echidna-Gehirns gehandelt werden. Ziehen will auch die Furche α bei den Insektivoren wieder finden, während letzteren die Sylvische Furche fehlt.

Die Furche α bezeichnet Ziehen als die älteste des Mammaliergehirns. Sie findet sich gut ausgebildet bei den Edentaten; bei den Nagern ist sie nur durch eine seichte Gefässfurche vertreten; vielleicht sei die im Stirnhirn von Aulacodus von Beddard beschriebene Furche homolog. Bei den Ungulaten denkt Ziehen vor allem an deren Fissura praesylvia, die der gleichnamigen der Carnivoren und dem Sulcus praecentralis inferior und frontoorbitalis der Primaten entspricht, vgl. Nr. 248 d. Litt.-Verzeichnisses von 1895 „Ergebnisse“. Bei den Halbaffen würde die von Ziehen, Arch. f. Psychiatrie Bd. 28, mit ω bezeichnete Furche in Betracht kommen.

Für die Furche v der Aplacentalier nimmt Ziehen die Fissura splenialis der Placentalier in Anspruch. Sie fehlt stets den Insektivoren. Bei den Edentaten ist sie immer vorhanden. Bei den Ungulaten sollen auch σ und τ als Fissura genualis Krueg (σ) und rostralis (τ) Homo-

logien haben. Damit würden denn auch Vergleichungen mit den Carnivoren und Primaten möglich werden. So weit Ziehen. Der Versuch zu allen diesen Vergleichungen ist dankenswert, bedarf aber noch weiterer Stützen.

An die Besprechung des Monotremen- und Marsupialier-Gehirnes müsste sich die des Edentaten-Gehirnes anschliessen, von dem wir in diesem Jahre eine so ausgezeichnete Darstellung durch Elliot Smith erhalten haben (156a), welche auch die ganze Litteratur umfasst und die gasamte merkwürdige Tiergruppe behandelt. Leider muss ich mich für diesmal aus Mangel an Zeit darauf beschränken, den wichtigen letzten Schlusssatz anzuführen:

„We may conclude, that the evidence of the brain clarly demonstrates, that the Edentata are much more nearly related to the ordinary placental mammals than is commonly supposed to be the case. Not only so, but the brain has also reached a fairly high stage of development in all the representatives of this extremely heterogeneous group and may certainly be placed upon a plane at least as high as that of the Rodentia. — The features of the brain conclusively show, that Orycteropus is no more nearly related to the American forms than the Sheep is to the Dog. — The gradual loss of teeth and the associated modifications of skull and limbs, do not necessarily imply a retrograde or degenerative process so much as extreme specialization and adaption to particular modes of life."

Riechhirn und Hirnkommissuren. Wir stellen über das Riechhirn und die Hirnkommissuren, welche so mannigfache Verbindungen zeigen, eine zusammenhängende Betrachtung an; diese wird sich wesentlich auf die Arbeiten von Retzius und Elliot Smith stützen. Dabei müssen wir an das in Bd. VI der Ergebnisse Mitgeteilte anknüpfen.

Zunächst ist zu wiederholen, was Ziehen von einer strengen Unterscheidung eines Rhinencephalon und eines Pallium sagt, siehe pag. 370/371, welche Scheidung, wie wir gesehen haben, er nicht aufrecht erhalten mag. — Dann sei erwähnt, dass er unter den neuen Namen: Tuber rhinencephali und Tuberculum rhinencephali zwei verschiedene kleinere oder grössere Anschwellungen am Rhinencephalon unterscheidet. Das „Tuber rhinencephali" ist eine grössere, sanft gerundete Anschwellung am Rhinencephalon posterius; bei Echidna, siehe Figg. 3 und 4, liegt dieselbe gerade an dem Zusammenstosse des sagittalen und lateralen Schenkels des hinteren Rhinencephalon. Von Anderen ist dieser Vorsprung auch als „Eminentia natiformis" bezeichnet worden, s. Anm. zu pag. 157 bei Ziehen.

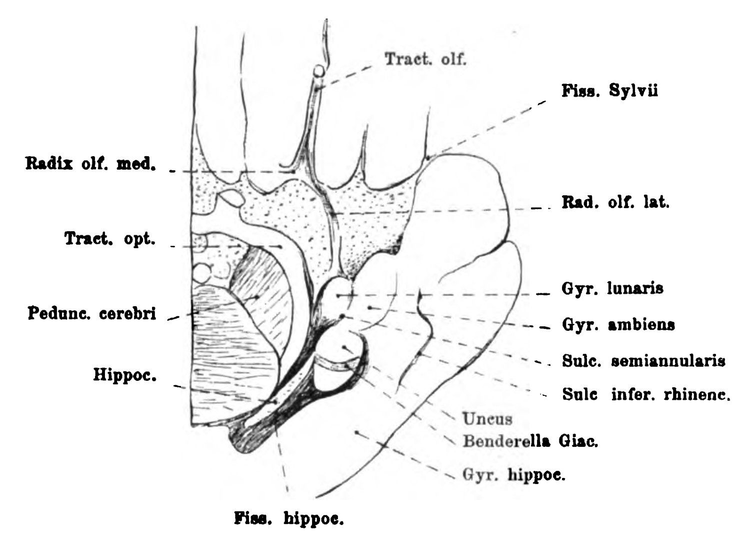


Fig. 6.

Linke Hemisphäre, Umgebung der Vallecula Sylvii. Uncus mit Gyr. lunaris und ambiens

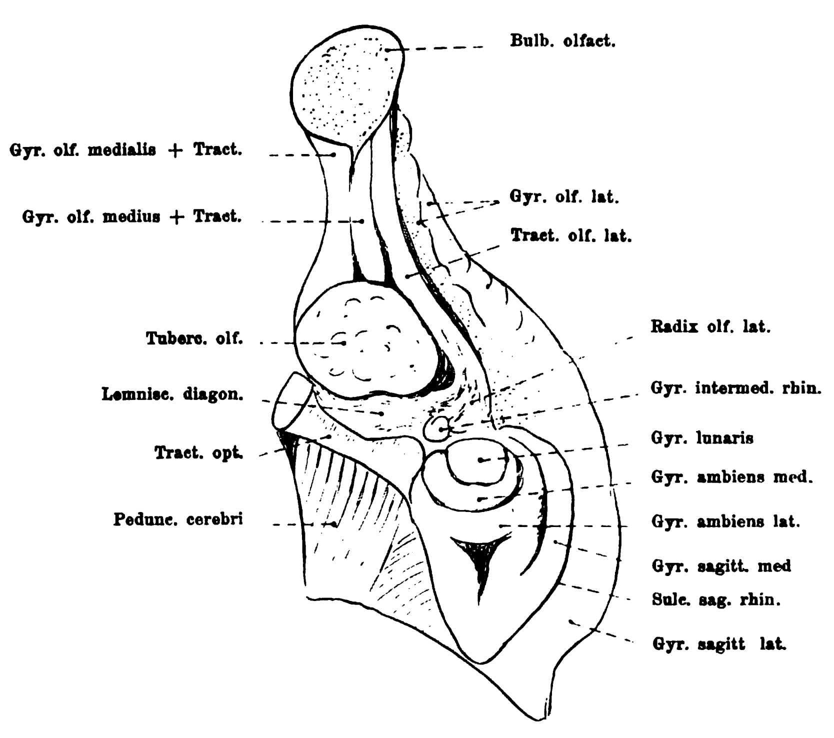


Fig. 7.

Schema der Gyri olfactorii et Rhinencephali nach Retzius.

Das Tuberculum rhinencephali bezeichnet eine Anschwellung des hinteren Endes der lateralen Riechwurzel (lateralen Wurzel des Tractus olfactorius); sie liegt unmittelbar hinter dem Tuberculum olfactorium und ist insbesondere bei Perameles deutlich — S. a. Fig. 7 —. Bei Echidna und Ornithorhynchus fehlt sie.

Sind an und für sich die beiden Bezeichnungen „Tuber" und „Tuberculum" geeignet, zu Verwechslungen Anlass zu bieten, so trägt weiterhin nicht zur Klärung der Verhältnisse bei, wenn nun noch andere Namen,

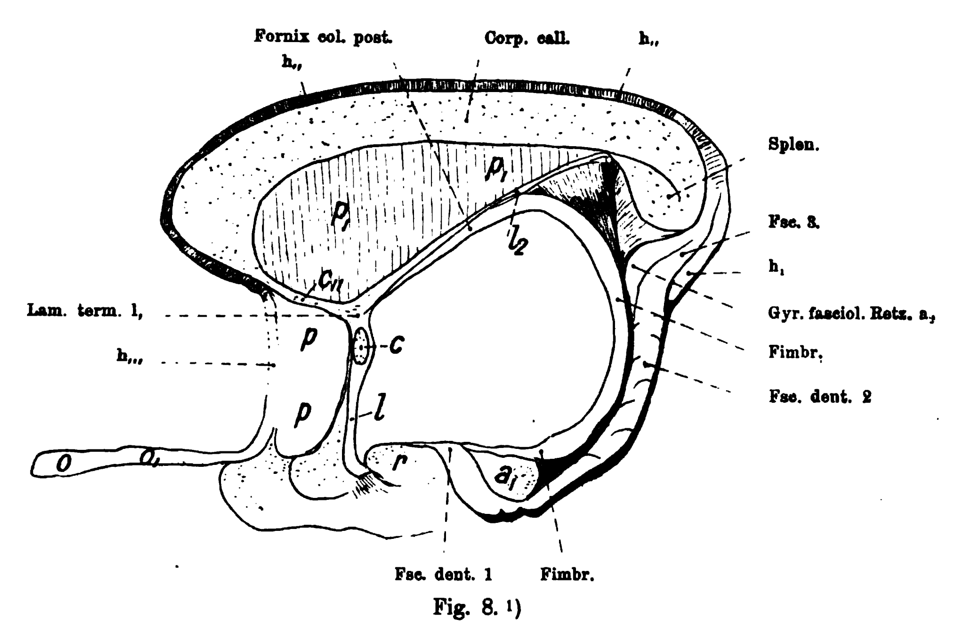


Fig. 8.[1])

Schema der Hirnkommissuren.

ohne dass sie erklärt würden, plötzlich im Texte auftauchen, wie z. B. Tuberculum rhinale bei der Beschreibung des Gehirns von Notoryctes typhlops, pag. 120, Ziehen (statt Tuberculum rhinencephali), oder wenn die Namen im Text und die Bezeichnung der Figuren nicht stimmen, wie pag. 36 bei Ziehen, wo in der Figurenbezeichnung „Tuber hippocampi" — T. h. in den betreffenden Figuren — steht, während es im Text, pag. 37, heisst: „Tuber rhinencephali", wie dies bereits vorhin bemerkt worden ist.

Retzius giebt, Nr. 130, eine mit prächtigen Abbildungen ausgestattete weitere Ausführung und Belegung dessen, was er in seinem Werke „Das Menschenhirn" über neue Gyri und Sulci an dem dem Uncus (Gyrus

[1]) Fig. 6/7 nach Retzius, Biolog. Untersuchungen N. F. VIII Stockholm und Jena 1898.
„ 8 nach Elliot Smith, Journal of Anat. and Physiol.

uncinatus) entsprechenden Teile des Riechhirns nachgewiesen hat. Zur Erleichterung der Beschreibung lasse ich eine nach Retzius, Nr. 130, Taf. VIII, Figg. 1—4, von mir zusammengestellte halbschematische Figur von dem Verhalten der neuen Gyri ambiens und semilunaris, den Retzius nunmehr abgekürzt „lunaris" nennt, abbilden, indem ich auch auf das in Bd. VI der Ergebnisse Gesagte verweise. In dieser auf das menschliche Gehirn sich beziehenden Figur (6) ist durch Zurückbiegen des Temporalpols und des Uncus nach hinten und lateralwärts die Vallecula Sylvii mit der sie begrenzenden lateralen Riechwurzel (Rad. olf. lat.) sowie die Substantia perf. ant. (in der Figur nicht bezeichnet) freigelegt. Am Temporalpole, nach vorn vom Uncus, sieht man nun eine kleine flachrundliche Erhabenheit, den Gyrus lunaris; lateral davon, durch den schwach angedeuteten Sulcus semiannularis abgegrenzt, den den Gyrus lunaris im Halbkreise umgebenden Gyrus ambiens. Der letztere geht in den Uncus über, an welchem man die von Carlo Giacomini entdeckte „Benderella" wahrnimmt. Ausserdem ist der Sulcus inferior rhinencephali angedeutet. Der Uncus setzt sich in bekannter Weise in den Hippocampusrand (mit der Fimbria) fort — Hippoc. in der Figur —; zwischen diesem und dem Gyrus hippocampi (Gyr. hippoc.) liegt die tiefe Fissura hippocampi (Fiss. hippoc.). Die in ihr liegende Fascia dentata ist in der Figur nicht wiedergegeben. Das durch die „Benderella" vom Uncus abgetrennte, wie ein Zapfen in die Fissura hippocampi hineinragende Stück ist der „Gyrus intralimbicus" von Retzius; er entspricht dem mit a_1 bezeichneten Stücke in Figur 8.

Durch die Verfolgung dieser Bildung in der Säugetierreihe hat Retzius nun noch weitere Komplikationen an diesem und anderen Teilen des Riechhirns wahrgenommen, welche hier zusammengestellt und an der Hand einer anderen halbschematischen, nach den Bildern von Retzius gewonnenen Figur (7) erläutert werden sollen.

Retzius unterscheidet am gesamten Riechhirne der Säuger:

1. den Bulbus olfactorius,
2. den Tractus olfactorius;

dieser lässt zuweilen deutlich gesondert erkennen einen

2. α) Tractus olf. lateralis
2. β) „ „ medius

und 2. γ) „ „ medialis.

Alle drei Tractuszüge sind z. B. deutlich zu erkennen an dem Gehirn von Cercoleptes caudivolvulus, Taf. IX, Fig. 2, Retzius. Daselbst sind aber nur bezeichnet die beiden Tractus olfactorii lateralis und

medius, während man auch deutlich den Tractus medialis erkennt. Retzius hat, so viel ich sehe, überhaupt den Namen „Tractus olfactorius medialis“ nirgends in dieser lateinischen Form gebraucht, weder im Texte noch in den Figurenerklärungen; aber bei verschiedenen Tieren erwähnt er im Texte ausdrücklich, dass der vom Bulbus ausgehende, auf der Basalfläche des Gyrus olfactorius communis liegende und sich entfaltende Tractus olfactorius sich zum Temporalpole hin in drei Wurzeln auflöse, in die laterale — meist die grösste und zu den Gyri lunaris und ambiens längs des Gyrus olfactorius lateralis verlaufende, in die mittlere, welche zum Tuberculum olfactorium ziehe und in die mediale, welche am Gyrus olfactorius medialis entlang laufe und in diesem sich verliere (s. u. a. die Beschreibung der Gehirne von Camelus bactrianus pag. 40/41, von Cercoleptes caudivolvulus pag. 43, und von Viverra zibetha pag. 44/55). Nun nennt aber Retzius fast stets die laterale Riechwurzel: „Tractus olfactorius lateralis“ und die mittlere auch ziemlich häufig: „Tractus olfactorius medius“ — sowohl im Texte, wie in der Figurenerklärung — und so glaube ich keinen Fehler zu begehen, wenn ich für den medialen Tractuszug, d. i. die mediale Tractuswurzel, in dieser tabellarischen Zusammenstellung den Namen Tractus olfactorius medialis genommen habe.

Retzius findet nun ferner an diesen weissen Tractuszügen graue Massen entlang liegen, die er als Gyri olfactorii benennt, sie gehen vom Bulbus olfactorius aus zunächst als ein gemeinsamer grauer Zug:

3. Gyrus olfactorius communis, auf dessen Basalfläche der Tractus olfactorius liegt, so lange er noch nicht in seine drei ebengenannten Wurzeln zerfallen ist. Der Gyrus olfactorius communis zerfällt nun wieder in die Gyri

3. α) olfactorius lateralis
3. β) „ medius
3. γ) „ medialis.

Alle drei Namen kommen wiederholt bei Retzius vor; aber es bringt für den Leser eine gewisse Schwierigkeit mit sich, dass man im Texte, so viel ich sehe, den Namen Gyrus olfactorius medius nicht findet, dagegen wiederholt in der Erklärung der Figuren (Taf. VII, VIII, IX, X), wo er zusammensteht mit den Namen, Gyrus olfactorius medialis und lateralis, und in den Figuren auch erkennbar ist. Es trägt nicht dazu bei, diese Schwierigkeit zu mindern, wenn wir im Texte, pag. 27 von Echidna, dasselbe, was in den genannten Figurenerklärungen Gyrus olfactorius medius heisst, wiederholt Gyrus olfactorius intermedius benannt finden, wobei Retzius ausdrücklich sagt, dass ein Gyrus

olfactorius medialis bei Echidna nicht vorhanden sei, wenigstens äusserlich nicht hervortrete. Nun kommt noch hinzu, dass Retzius auch einen Gyrus intermedius Rhinencephali hat, der wohl von dem Gyrus olfactorius intermedius zu unterscheiden ist. Man muss dies alles erst auseinander halten, um sich leicht zurechtzufinden, was sonst an der Hand der vorzüglich ausgeführten Figuren nicht schwer ist.

Beiläufig sei bemerkt, dass Retzius die beiden Windungszüge des Rhinencephalon von Echidna, welche durch Ziehens Fissura praetemporalis (s. Figg. 3 und 4 hierselbst) getrennt werden, als seine Gyri olfactorii lateralis und intermedius ansieht; er schlägt deshalb für die Fissura praetemporalis Ziehens den Namen „Sulcus olfactorius intermedius" vor.

Ferner unterscheidet nun Retzius:

4. Den Gyrus intermedius Rhinencephali. Er versteht darunter dasselbe, was Ziehen als „Tuberculum rhinencephali" aufführt, also eine oder auch mehrere höckerartige Bildungen im Gebiete und am Ende der lateralen Riechwurzel.

5. Den Gyrus lunaris, s. die Figg. 6 und 7 und Ergebnisse, Bd. VI. Bei Echidna glaubt Retzius in den Ziehenschen Tuber rhinencephali den Gyrus lunaris erblicken zu sollen.

6. Den oder die Gyri ambientes, s. Figg. 6, 7 und Ergebnisse, Bd. VI. Der Gyrus lunaris ist vom Gyrus ambiens durch den

7. Sulcus semiannularis geschieden (s. d. Figg. 6 und 7). Sind mehrere Gyri ambientes vorhanden, so werden sie als Gyrus ambiens primus und secundus unterschieden; zwischen diesen beiden liegt dann der Sulcus semiannularis secundus (vergl. z. B. pag. 32 bei Retzius). Bei Equus hingegen, Text pag. 42, findet Retzius den Gyrus ambiens zerlegt in einem Gyrus ambiens medialis und lateralis; ich denke nur, dass dies dasselbe bezeichnen soll, wie primus und secundus und habe auch in der Figur 7 diese Namen „medialis" und „lateralis" gewählt. Weiter nach hinten hin werden nun mitunter am Lobus piriformis (oder hippocampi) noch andere sagittal ziehende Gyri gefunden. So z. B. bei Sus scropha. Hier schliesst sich peripher an den Gyrus ambiens an der

8. Gyrus sagittalis anterior (rhinencephali). Zwischen diesem und dem Gyrus ambiens liegt der

9. Sulcus sagittalis anterior (rhinencephali). Dahinter folgt eine glatte Partie, dann ein

10. Sulcus rhinencephali sagittalis posterior, mit den zwei einschliessenden Gyri·

11. Gyrus rhinencephali sagittalis posterior medialis und

12. Gyrus rhinencephali sagittalis posterior lateralis. In Figur 7 habe ich die drei letztgenannten Bildungen, hoffentlich richtig, bezeichnet.

Durch diese Untersuchungen von Retzius ist es erst möglich geworden, sich in dem sehr kompliziert gebauten Riechhirne der Mammalier zurecht zu finden und zu Vergleichen zu gelangen.

Beim Hunde findet Retzius als charakteristisch noch einen Gyrus transversus caninus, wie er ihn benennt; er ist in der betreffenden Figur 4, Taf. IX nicht bezeichnet, wohl aber, wie mir scheint, in Fig. 5, Taf. XIV; hier ist er jedoch als „Gyrus transversus g. hippoc." benannt.

Vom Echidnagehirn sei noch bemerkt, dass Retzius an dem als Rhinencephalon posterius bezeichneten Teile — s. die Figg. 3 und 4 — zwei Höcker findet; er glaubt den hinteren, das Tuber rhinencephali Ziehens, als Gyrus lunaris ansprechen zu dürfen, den vorderen vielleicht als Gyrus intermedius rhinencephali — s. vorhin. Dem steht aber entgegen, dass Retzius' Gyrus intermedius rhinencephali dem Tuberculum rhinencephali Ziehens entsprechen soll, und Ziehen (188 pag. 142) ausdrücklich angiebt, dass das Tuberculum rhinencephali den Monotremen fehle. — Das was am Echidnahirn lateralwärts vom Tuber rhinencephali (Gyrus lunaris) liegt, nimmt Retzius als Gyrus ambiens.

Das bemerkenswerteste über die Hirnkommissuren verdanken wir den Arbeiten von Elliot Smith, insbesondere in der unter Nr. 155 aufgeführten Abhandlung. In dieser führt E. Smith uns von dem Verhalten des Echidnagehirns (Fig. 4) hinüber zum Gehirne des Menschen (Fig. 8) und zeigt, wie sich bei den Zwischengliedern der Weg von dem einen zum anderen Zustande verfolgen lässt.

Bei Echidna (s. Fig. 4), haben wir die bekannten drei Kommissuren: anterior (ventralis), superior (dorsalis) und media. Auf die letztere gehen wir hier nicht weiter ein. Die Commissura anterior, von erheblicher Entwickelung, ist die Hemisphären-Kommissur; die Commissura dorsalis ist nach E. Smith, reine Hippocampus-Kommissur und hängt mit dem Fornix und der Fimbria zusammen, (Fornixcommissur E. Smith). Unter „Fornix" versteht E. Smith — ich citiere textuell — all those fibres which „arise from or end in the Hippocampus, and which, at some part of their course, form constituents of the fimbria". — This definition, fährt E. Smith fort, is untenable if, as Koelliker believes, the fornix also derives fibres from the Gyrus fornicatus but, upon the morphological Grounds advanced in this memoir, the definition just formulated appears to be perfectly justifiable. For

this definition includes the whole of a natural group of fibres with a common phylogenetic history, which differs from that of all the other fibre-systems of the cerebral hemisphere. — Um die Commissura anterior herum erscheint, nach Ziehen, ein vorderer und hinterer Wulst, der Fasciculus annularis anterior und posterior, oberhalb desselben, zur Commissura dorsalis hinziehend, in deren Querschnitt teilweise eingehend, der Fornix. Die graue Masse, welche oberhalb des Tuberculum olfactorium, zwischen Lobus olfactorius und Commissura anterior liegt und oben von der Fascia dentata begrenzt wird, ist Elliot Smiths Corpus praecommissurale (precommissural body), welches medianwärts eine freie Fläche zeigt = Area praecommissuralis. Zwischen diesen beiden Areae, welche der freien Hirnoberfläche angehören, gelangt man also in einen freien Spalt, dessen Grund die Lamina terminalis bildet. Bei Vergleiche der Figuren E. Smiths mit denen Ziehens ergiebt sich, dass Smith die beiden Fasciculi annulares mit zur Lamina torminalis zieht; dieselbe wird somit durch die Commissura ventralis in einen oberen (zwischen dieser und der Commissura dorsalis gelegenen = commissure-bed, E. Sm.) und in einen unteren Abschnitt getrennt. Leider sind hier in meiner Figur 4 einige Ungenauigkeiten Der zu „Area praecommissuralis" gehörige Strich muss tiefer unten endigen und die Fascia dentata tritt nicht deutlich hervor, ebensowenig die Fissura hippocampi = Hippocampi in der Figur 4.

In Fig. 8, welche ich der besonders citierten Abhandlung Smiths entlehnt habe, sind die Verhältnisse beim Menschen wiedergegeben. Es bedeuten: O den Lobus olf.; o_1 den Tractus olfactorius, p,p den Gyrus subcallosus, h,,, die reduzierte Verbindung des vorderen Hippocampus-Endes mit dem Tractus olfactorius, c,, stellt das Rostrum des Balkens dar, Corp. call. den Körper desselben, Splen.' das Splenium. h,, h,, stellt das Indusium corporis callosi und die „Striae Lancisii" dar. p_1 p, = Septum lucidum, l, Lam. term., l_1 und l_2 bedeuten die Lamina terminalis und deren Übergang nach hinten in das Psalterium, l_2, und den eingerollten Teil des Splenium. In die Lamina terminalis ist die Commissura anterior (C) eingeschlossen. Hinter und unter dem Splenium erscheinen a_2 = Gyrus fasciolaris Retzius, Fsc. 3 = oberem Ende der Fascia dentata, h_1 als Stück des Hippocampus; Fasc. dent. 2 ist der mittlere Teil der Fasc. dentata, $Fsc._1$ ihr temporales Ende = Giacominis „Benderella". a_1 bedeutet den von Retzius Gyrus intralimbicus benannten Teil, r den Uncus. Ausserdem sieht man die Columna posterior fornicis und die Fimbria bis zu ihrem Ende an der Benderella.

Bei den Monotremen (Protheria) und Marsupialiern (Metatheria) erstreckt sich der Hippocampus mit der Fascia dentata weit über die Lamina terminalis nach vorn hinaus bis zum Tractus olfactorius über die Area praecommissuralis hinweg. Letztere hat einen von der Pallium-Rinde völlig abweichenden Bau, kann also nicht als ein Teil derselben aufgefasst werden.

Im Fornix unterscheidet Smith bei Monotremen folgende Faserzüge: 1. Die in der Commissura dorsalis sich kreuzenden Fasern von rechter zu linker Seite; sie entstammen allen Teilen des Hippocampus-Bogens. 2. Die Fasciculi postcommissurales = Columnae fornicis. Sie kommen von allen Teilen des Hippocampus-Bogens und treten dann in die Regio thalamica ein, indem sie nach den Corpora mammillaria verlaufen. 3. Die Fasciculi praecommissurales, laufen vor der Commissura anterior her, kreuzen sich mit den Fasern der Columnae fornicis; zum grössten Teile sollen jedenfalls die Fasern dieses Bündels auch dem Hippocampus entstammen. In seiner früheren Abhandlung (152) hat Smith das Bündel als „basales Associationsbündel des Hippocampus" bezeichnet (hippocampal-basal association bundle). 4. Als Fasciculus marginalis bespricht endlich Elliot Smith ein viertes Bündel, dessen Fasern am ventralen Hippocampus-Rande, der Grenzlinie zwischen Fascia dentata und des Corpus praecommissurale, verlaufen; früher bezeichnete er es auch als „olfactory bundle of the fascia dentata.

Beim Hippocampus macht Smith den wichtigen Unterschied zwischen „submerged" und „inverted" Hippocampus; ersterer umfasst die zum Ventrikel hin eingerollten Teile, letzterer die aussen vortretenden; zu diesen gehören der Gyrus fasciolaris Retzius (a_2 in Fig. 8) und der Gyrus intralimbicus Retzius (a_1 Fig. 8).

Das Gehirn der Protheria und Metatheria (Monotremen und Marsupialier) hat noch keinen Balken; derselbe tritt erst bei den Placentaliern (Entheria) auf. Seine erste Spur erscheint am vorderen Umfang der Commissura dorsalis; bald bildet nun der Balken mit dieser ein Knie = ⅂, dessen oberer horizontaler Schenkel der Balken, der untere die Commissura dorsalis ist, die weiter nach unten in die Lamina terminalis sich fortsetzt. Indem der Balken wächst, rückt der Winkel des Knies immer weiter nach hinten und die dorsale Kommissur wird in ein blattförmiges Gebilde ausgezogen, das Psalterium, ebenso das Commissure-bed der Lamina terminalis, welches zur Lamina septi lucidi wird, p_1 p_1 Fig. 8. Der Kniewinkel liegt jetzt da, wo das Psalterium hinten an die Unterfläche des Balkens stösst und wo das Septum pellucidum endet. p p, der vordere Teil des Corpus praecommissurale, wird zum Gyrus subcallosus. Anfangs muss somit kein

abgeschlossener Ventriculus septi lucidi existieren; wie dessen Abschluss durch den Balkenschnabel (c,,) zu stande kommt, finde ich nicht angegeben. Auch in der Abhandlung Nr. (152a), wo diese Dinge eingehend besprochen werden, heisst es nur (S. 195): „Corresponding to the cephalic bend of the hemisphere, the corpus callosum develops its *genu* (Fig. 14g), which increases in extent in the higher mammalia, until in man it completely shuts off the „cavum septi" from the surface." Ob das Corpus praecommissurale sich auch noch an der Bildung des Septum pellucidum beteiligt, lässt E. Smith im Zweifel (s. S. 193, 195 Nr. 52a). S. 198 sagt er jedoch „It is evident therefore, that if the septum pellucidum is derived from any other structure than lamina terminalis, it must be from precommissural area. It has already been shown, that these two regions—precommissural area and lamina termin.—are simply different parts of one morphologically uniform plate. So, that it does not signify much if part of the „septum" is derived from the precommissural area; nor does it detract from the value of the broad generalisation-that *„in all vertebrates the whole cerebral commissural System develops in and morphologically belongs to the Lamina terminalis*".

Durch die starke Balkenentwickelung wird der vordere Teil des Hippocampusbogens in die Höhe gedrängt und verkümmert zum Indusium corporis callosi (h,, h,,) mit den Striae Lancisii mediales und laterales. Erst unterhalb des Splenium treten Fascia dentata und Hippocampus beim Menschen und den Primaten wieder deutlich in die Erscheinung.

Am Schlusse der referierten Abhandlung wendet sich Elliot Smith mit Recht gegen das Zusammenfassen von heterogenen Dingen in eine zusammengehörige Hirnwindung oder Hirnbildung, wie es so vielfach seither geschehen ist; auch gegen die grosse Ausdehnung, welche Retzius der Anwendung des Namens „Gyrus" in seinen in den Ergebnissen Bd. V und VI referierten Werken gegeben hat, erhebt Smith Einspruch.

Als Rand der grauen Hirnrinde muss nach Smith der Hippocampus-Bogen bezeichnet werden, als Rand der weissen Substanz die Fimbria.

Retzius (131) giebt zu, dass die Zuweisung des Begriffes „Gyrus" an die von ihm so genannten Teile: Gyrus diagonalis (Bande diagonale Broca), Gyrus intralimbicus und Gyrus fasciolaris vielleicht nicht gerechtfertigt sei, hält aber an der Berechtigung, jeden Hirnteil, der den anatomischen Bau eines anerkannten Gyrus habe, in grauer und weisser Substanz, falls er eine selbständig auftretende Bildung sei, auch als „Gyrus" zu benennen, fest.

Für den Gyrus fasciolaris bringt er weitere Beweise vor, dass die Angabe Zuckerkandls, die Retzius auch in seinen früheren Schriften

vertreten hat, und der auch E. Smith zustimmt, der Gyrus fasciolaris wäre ein von der Fascia dentata unabhängiges Gebilde, richtig sei. Er fand auch in einzelnen Fällen eine längere Fortsetzung desselben neben der Fascia dentata zum Uncus hin.

Was das Verhalten zu den Striae lancisii betrifft, so gehen, der Regel nach, die beiden Gyri fasciolaris und dentatus, indem ihre Abgrenzung undeutlich wird, in die Striae laterales über; indessen schickt auch unterweilen die Stria medialis, die gewöhnlich am hinteren Balkenende zu schwinden scheint, freie Verbindungszüge zu diesen Gyri.

An das Ende dieses Teiles unseres Berichtes, welcher sich vorzugsweise mit den Ergebnissen der Hirnforschung bei den niederen Säugetierformen und mit vergleichend-anatomischen Studien befasst, setzen wir wohl am besten die von Elliot Smith selbst formulierten Ergebnisse seiner Studien über die Monotremengehirne (157).

Im Vergleiche mit den Gehirnen anderer Säugetiere (Marsupialier, Insektivoren, Chiropteren, Edentaten und Nagern) zeigen die Monotremen eine umfangreiche Hirnrinde, deren Grösse die mancher anderen Säuger erheblich übertrifft.

Diesem grossen Cortex entspricht jedoch nur eine gering entwickelte Capsula interna, ein kleines Crus cerebri und ein kleines Pyramidenbündel. Falls wir annehmen dürfen, dass die Zahl der aus dem Pallium hervorgehenden Fasern eine Marke für den Grad der histologischen Entwickelung des Grosshirns abgiebt, würde diese Entwickelung also eine minderwertige im Vergleiche zu allen übrigen Säugetieren sein.

Das Monotremengehirn zeigt demnach eine Rinde von bedeutender Entwickelung nach der Quantität, bei geringer feiner Ausbildung; insbesondere trifft dies für Echidna zu, welchem Tiere in Hinsicht auf seine geringe Körpergrösse und niedere Stellung ein enormes Pallium zuzuschreiben ist mit zahlreichen Furchen. Es ist jedoch in dieser Beziehung sehr bezeichnend, dass die Anordnung dieser Sulci nicht sich an den Plan der Sulci bei den Meta- und Eutheria anschliesst.

Wir bemerken hierzu, dass es vor allem wichtig wäre, festzustellen, auf welches histologische Material dann die bedeutende Grössenentwickelung des Monotremen-Palliums zurückzuführen ist, wenn es nicht nervöse Elemente sein sollen, oder welcher Art die vereinfachte histologische Entwickelung ist. Auch verweisen wir darauf, dass Ziehen s. w. oben, fast die meisten Sulci des Echidnagehirns mit denen das Marsupialiergehirns zu vergleichen unternommen hat.

Die Verhältnisse des Lobus piriformis, des Tractus olfactorius und der Fissura rhinalis sind bei den Monotremen völlig bestimmt.

Charakteristisch ist es für die Monotremen (Protheria), dass die suprakommissuralen und präkommissuralen Abschnitte des Hippocampusbogens stärker entwickelt sind, als dessen hintere (absteigende) Teile.

Ausschliesslich protherialen Charakters ist die Abwesenheit einer nach aussen vortretenden Fimbria (projecting fimbria) und die Anheftung der Tela chorioidea an den Rand der Fascia dentata, ebenso der runde oder ovale Querschnitt der Commissura dorsalis (hippocampi).

Indem die Tela chorioidea nach vorn über die Commissura dorsalis hinweg bis zur Lamina terminalis sich hinzieht, bildet sich zwischen ihr (als Decke des 3. Ventrikels) und der genannten Kommissur ein kleiner vorderer und oberer Recessus des genannten Ventrikels, der Recessus superior. Dieser Recessus ist zum Teil vielleicht bei einigen Beutlern (Didelphys? Perameles? Notoryctes? Phascolomys?) vorhanden, sicherlich aber nicht bei allen.

Die Brücke ist im Vergleich zu den Grosshirnhemisphären klein. Klein sind auch die Seitenteile des Cerebellum, und es ist eine Besonderheit des Monotremenhirnes, als alle die Kleinhirnteile, welche wir bei den Metatheria und Eutheria besonders nach Grösse und Form ausgebildet finden, sich gering entwickelt erweisen. Der ganze Bauplan des Monotremen-Kleinhirns kontrastiert auffällig mit dem Plane des Cerebellum der übrigen Säuger. (Smith verweist hier insbesondere auf sein Werk über das Edentatenhirn.)

Die Kleinhirne beider Monotremen-Arten sind einander sehr ähnlich; es ist sicherlich ohne Bedeutung, dass der Flocculus von Echidna ungestielt, der von Ornithorhynchus gestielt und in eine Fossa flocculi des Petrosum eingeschlossen ist.

Die Corpora geniculata medialia und lateralia, die hinteren wie die vorderen Vierhügel und das Corpus trapezoides sind wenig ausgebildet; es lässt dies auf geringe Ausbildung der Hör- und Sehfähigkeit mit gewissem Recht schliessen.

Jeder Teil des Monotremenhirns zeigt nach Smith seine Besonderheiten gegenüber dem Hirn der Meta- und Eutheria, derart, dass wir, dem Hirnbaue nach, auf eine weite Kluft zwischen diesen Ordnungen schliessen dürfen.

Was den Vergleich mit dem Sauropsidenhirn betrifft, so stellt Smith folgende Punkte auf.

1. Das Vorhandensein eines ausgesprochenen Pallium, mit innerer Kapsel, Crus cerebri, Pyramidenbündel und Pons zeigt den Übergang vom Sauropsidencharakter zum Säugetiercharakter an.

2. Das Verhalten des Hippocampusbogens, der Commissura dorsalis und die Existenz eines Recessus superior gehören zum Sauriercharakter; aber der Grad der Ausbildung der Hippocampusformation ist säugetierartig.

3. Obwohl die geringe Ausbildung der Seitenteile des Cerebellum an die Saurier erinnert, schliesst sich das Kleinhirn der Monotremen doch näher an das der Säuger an.

4. Ähnlichkeiten mit den Sauropsiden sind auch in dem geringen Hervortreten der Corpora geniculata und der hinteren Vierhügel gegeben.

5. Das Verhalten des Bulbus und Tractus olfactorius bei Ornithorhynchus schliesst noch nahe an den Sauriertypus an. Dass bei Echidna der zum Geruchsapparat gehörige Hirnteil mehr ausgebildet ist als bei Ornithorhynchus erklärt sich aus der Lebensweise beider Tiere, ebenso wie die geringere Ausbildung des Gesichts- und Gehörapparates. Was dem Wasserschnabeltiere in Ausbildung des Geruchapparates — es ist immerhin als makrosmatisches Geschöpf zu bezeichnen — abgeht, ersetzt es durch eine ungewöhnliche Entwickelung der tastempfindenden Apparate an seinem Schnabel, mit welchem die geradezu riesige Ausbilbildung seines Trigeminus und dessen Hirnkerne in Übereinstimmung ist.

Wir kommen nun zu den Arbeiten, welche mehr das menschliche Gehirn betreffen und besprechen zunächst eine Differenz in den Ansichten über die Entstehung der Rolandoschen Furche zwischen Cunningham und Retzius. Letzterer (132) stellt fest, dass in einer neueren Mitteilung Cunninghams (40) doch unter 23 Fällen 7 Fälle von einheitlicher Anlage der Furche zu nennen waren, und dass auch in den Fällen einer Anlage aus zwei Stücken, wie sie Cunningham als Regel annimmt, die kleine Verbindungsfurche, welche nach Retzius gewöhnlich dann vorhanden sein soll, nur selten fehlte. — Eine erneute Durchsicht seiner Präparate von der Entstehung der Fissura calcarina gab Retzius keine Anhaltspunkte, die Cunninghamsche Ansicht, dass auch diese Furche aus zwei getrennten Teilen bestehe, zu adoptieren; jedoch will er auch, nach Kenntnisnahme der Photogramme Cunninghams, die Richtigkeit der Ansicht des Letzteren nicht streng bestreiten.

Was die Arbeiten über das Hirngewicht anlangt, so bringt W. Müller (120) einige wertvolle Beiträge an grösserem Material. Der Zuwachs des Hirngewichtes im ersten Lebensjahre beträgt (bei der auf der Jenaer pathologischen Anstalt in Frage kommenden thüringischen Landbevölkerung) 240 % des Anfangsgewichtes (Neugeborener). In den folgenden Jahren vermindert die Zunahme sich rasch und im sechsten Lebensjahre ist — wenigstens für die Mehrzahl der Individuen — zum letztenmale eine Zunahme der Hirnmasse zu konstatieren. Müller weist darauf hin,

dass wir mit dem sechsten Jahre das schulpflichtige Alter beginnen lassen, und dass bereits Galen im zweiten Buche seiner ὑγιεινῶν λόγοι sage, man solle den Ablauf des sechsten Jahres abwarten, ehe man den Kindern grössere geistige Arbeit zumute. Beide Geschlechter verhalten sich in den besprochenen Punkten gleich.

Wie überall, so trifft es für die thüringische Bevölkerung zu, dass für die Frauen 10 % weniger absolutes Gehirngewicht vorhanden ist. Auch in der Proportionalzahl zwischen Hirn- und Körpergewicht liegt, wie es der jüngst verstorbene eifrige Forscher auf diesem Gebiete, Mies in Köln, sehr exakt festgestellt hat (110 und 111) und W. Müller bestätigt, das ungünstigere Verhältnis auf seiten der Frau, indessen ist hier der Unterschied — 0,018 im Mittel — sehr gering, sodass er nicht zu weiteren Folgerungen verwertet werden kann.

Das Gehirngewicht der Thüringer bleibt hinter dem der germanischen (im Originaltext steht — sicher wohl ein Lapsus — „romanischen“) Nachbarvölker nicht zurück und übertrifft noch um etwas die Hirngewichte der österreichischen und russischen Völker und den Teil des englischen Volkes, welchen Boyd untersucht hat. Als zwei extreme Hirngewichte werden 800 g bei einer zu völliger Zufriedenheit der Herrschaft ihres Dienstes waltenden Viehmagd und 2100 g bei einem Jenaer Bürger, der in geistiger Beziehung seine Mitbürger weder überragte noch hinter ihnen zurückblieb, angegeben. Ich bemerke hierzu, dass ich zwei fast gleichgrosse Differenzen in meinen Notizen verzeichnet habe von Mitgliedern der Breslauer Bevölkerung, die beide im Vollbesitz ihrer geistigen Fähigkeiten und durch nichts besonderes auffällig geworden waren, rund 900 und rund 2000 g, beides bei Männern.

Pfisters sehr sorgfältige Untersuchungen ergaben, dass das absolute Kleinhirngewicht der Knaben durchschnittlich grösser ist als das der Mädchen. Die absolute und relative Variabilität des Kleinhirngewichtes ist aber sehr gross. Vom zweiten Jahre ab scheint sich eine geringe Vergrösserung des absoluten und relativen Kleinhirngewichtes bei Mädchen einzustellen.

Das Gesamthirngewicht überschritt im zweiten Jahre wiederholt 1000 g; als Mittel ergab sich 977,3 g. Im dritten und vierten Jahre war das Mittel 1150,4 g, im fünften bis achten Jahre 1202 g, im neunten bis 14. Jahre 1279 g. Die Mittelgewichte der Mädchen blieben hinter denen der Knaben zurück. Verf. bestätigt vielfach die Angaben von Mies.

M. Weber (178) hat das Verdienst, zum erstenmale an einer grossen Reihe von Säugetieren die Hirn- und Körpergewichte exakt ermittelt zu

haben und hat auch darüber Angaben, ob das betreffende Tier ordentlich ernährt und ausgewachsen war oder nicht. Es ist endgültig damit festgestellt, dass ein Missverhältnis zwischen Hirngewicht und Körpergewicht thatsächlich existiert derart, dass kleinere Species im Verhältnis zu ihrem Körpergewicht mehr Hirnmasse haben.

Eugen Dubois (44—46) hat nun den sehr dankenswerten Versuch gemacht, teilweise an der Hand der Weberschen Zahlen die Relationszahlen zu finden, nach denen sich das Hirngewicht aus dem Körpergewicht im allgemeinen berechnen lässt. Im Anschlusse an ähnliche Betrachtungen, wie sie seinerzeit Snell, Arch. f. Psychiatrie 1891, angestellt hat und die im Originale nachzusehen sind, kommt Dubois zu folgender Berechnung:

Sind die Körpergewichte zweier Tiere a und A, die auf gleicher Organisationsstufe stehen, s und S, so verhalten sich ihre Oberflächen zu einander wie $\sqrt[3]{s^2} : \sqrt[3]{S^2}$. Nimmt man an, dass bei solchen Tieren auch das Hirngewicht im Verhältnis zur Oberfläche des Körpers = Sinnesfläche, zunähme, so müssten also ihre Hirngewichte sich zu einander verhalten wie $\sqrt[3]{s^2} : \sqrt[3]{S^2}$ oder wie $s^{0,6666\ldots} : S^{0,6666\ldots}$. 0,6666 ... wäre also die Zahl, welche als Exponent zu dem in einer bestimmten Gewichtseinheit ausgedrückten Körpergewicht zweier (oder mehrerer) Tiere gesetzt werden müsste, um das Verhältnis ihrer Hirngewichte anzugeben. Dubois nennt diese Ziffer den Relationsexponenten; sie entspricht dem „somatischen Exponenten" Snells.

Bei Tieren, welche auf verschiedener Organisationsstufe stehen, wäre der Wert $S^{0,6666\ldots}$ noch mit einem Faktor (c) zu multiplizieren, der die Stufe der Organisation des Gehirns, „die Quantität desselben auf der Einheit der Körperoberfläche", d. h. die relative Cephalisation des betreffenden Tieres ausdrückt. Dubois nennt diesen Faktor (c) den Cephalisationsfaktor. Dann wäre also das Hirngewicht eines Tieres, dessen Körpergewicht = s ist = $c \cdot s^{0,6666\ldots}$. Diese Zahl giebt natürlich nur die relative Quantität des Gehirns bei den verglichenen Tieren an. Von zwei auf verschiedener Stufe der Hirnorganisation stehenden Tieren mit den Körpergewichten s und S würden demnach in letzter Instanz die Hirngewichte sich verhalten wie $c \cdot s^{0,6666\ldots} : c \cdot S^{0,6666\ldots}$.

Den Relationsexponenten findet man nach folgender Rechnung: Ist e das faktische Hirngewicht eines kleineren Tieres, s dessen Körpergewicht, E und S dasselbe bei einem grösseren Tiere gleicher Organisation, c der also für beide gleiche Cephalisationsfaktor, so besteht:

$$E : e = c \,.\, S^r : c \,.\, s^r$$
$$E : e = S^r : s^r$$
$$\left(\frac{S}{s}\right)^r = \frac{E}{e}$$
$$r (\log S - \log s) = \log E - \log e$$
$$r = \frac{\log E - \log e}{\log S - \log s}.$$

Von zwölf Arten von Tieren, bei denen M. Weber die Hirn- und Körpergewichte bestimmt hatte, konnten sieben Vergleichungen gemacht, also siebenmale der Relationsexponent (r) berechnet werden; es ergab sich das sehr befriedigende Resultat, dass der Wert von r zwar unter, aber doch nicht allzuweit unter 0,6666 .... lag, meist als = 0,56 anzunehmen war. „Es ist also, sagt Dubois, wirklich die Grösse der perceptiven Sinnesoberfläche, welche die Quantität des Gehirns bei gleicher Organisation bestimmt.

Den Cephalisationsfaktor (c) bestimmt Dubois als wenig verschieden von $\frac{1}{s^{0{,}5613}}$ annähernd $= \frac{1}{s^{5/9}} = \frac{1}{s^{2/3 - 1/9}}$. Ist nun δ der Faktor, der alles umfasst, wodurch c abweicht von dem einfachen Verhältnis zwischen dem Hirngewicht und der Körperoberfläche, dann ist $c = \delta . \frac{1}{s^{2/3}}$ also $\delta = s^{1/9}$, d. h. proportional der Kubikwurzel aus der linearen Dimension (dem Radius) des Körpers.

Beim Menschen fand sich nun der Relationsexponent, jedenfalls der der Europäer, wenig verschieden von r = 0,25 (!) Diese Differenz zwischen Mensch und Thier ist, wie Dubois zeigt, wesentlich auf die reiche Hirnfaltung beim Menschen zu beziehen.

Die Beziehung zwischen Hirngewicht und Körperlänge ergiebt sich nach der Gleichung:

$$m = \frac{\log E - \log e}{\log L - \log l}$$

wo (m) die Verhältniszahl bedeutet. Es zeigt sich, dass die Hirngewichte im einfachen Verhältnisse stehen zu den Sitzlängen und es stimmt dies mit einer von J. Ranke (der Mensch, Bd. II. pag. 227. I. Aufl.) ausgesprochenen Meinung überein.

Braune (21) bespricht zunächst eingehend den Wert der Angaben, welche das Überwiegen der einen Hirnhemiphäre an Masse (Gewicht) über die andere behaupten (Boyd, Ogle, Broca, Topinard und Hasse lassen die linke Hirnhälfte der Regel nach die schwerere sein, während Lombroso nach eigenen und fremden [Carlo Giacomini] Befunden

bei Verbrechern überwiegend die rechte Hälfte als die schwerere fand) und verweilt insbesondere auch bei den Fehlerquellen.

Nach den Befunden, welche er selbst und — auf seine Aufforderung — auch andere: Spalteholz, Baumgarten, Neelsen, Birch-Hirschfeld, Eugen Fränkel, Grawitz, Jacobj, Rüdinger und von Zenker unter sorgfältiger Berücksichtigung aller Vorsichtsmassregeln erhoben haben, waren nur in einem Falle beide Hälften gleich schwer; dagegen überwog 47 mal die rechte, 52 mal die linke Hälfte. Indessen waren die Differenzen meist so gering — nur 1—4 g —, dass sie als noch innerhalb der Fehlergrenzen liegend angesehen werden müssen. Man könne also, schliesst Braune, ein wesentliches Überwiegen der einen Hirnhälfte über die andere nicht annehmen, wenigstens nicht nach den Ergebnissen der geprüften 100 Fälle.

In fünf Fällen, in denen die rechte Hälfte beträchtlich mehr wog, wurde Linkshändigkeit nicht nachgewiesen (contra Ogle).

Das Grosshirn allein zeigte in einem Falle Gleichgewicht beider Hemisphären. Unter 92 Wägungen war 54 mal die rechte, 37 mal die linke schwerer. Beim Kleinhirn hatte man 5 mal gleiches Gewicht, 54mal eine schwerere linke, 33 mal eine schwerere rechte Hälfte.

Pfister (124) will aus seinen Wägungen eine mässige Prävalenz der linken Grosshirnhemisphäre erschliessen, ohne dass man sexuellen oder Altersunterschieden einen deutlichen Einfluss zuschreiben könne.

Ich schliesse meinen diesmaligen Bericht mit dem Hinweise auf die sehr dankenswerte ausgezeichnete Darstellung von G. Retzius vom Gehirn des Astronomen Gylden (129). Ich habe in dem Litteraturverzeichnis noch andere Abhandlungen dieser Art nachgetragen, auf die ich hoffe in meine späteren Berichte im Zusammenhange einzugehen, um zu zeigen, was wir bereits mit solchen Einzelbeobachtungen gewonnen haben und noch davon erwarten dürfen.

Leider erlaubte mir meine Zeit nicht noch dies oder jenes andere aufgeführte Werk zu besprechen; die Litteratur von 1899, welche teilweise mit aufgeführt ist, musste ohnedies für später aufbewahrt bleiben.



IX.

Blutgefässe und Blutgefässdrüsen.

Von

C. J. Eberth, Halle.

Litteratur.

Allgemeines. 1896.

1. Bize, Les gaines vasculaires. Thèse de doctorat en médecine. Toulouse 1896.
2. Bonnet, R., Über den Bau der Arterienwand. Deutsche med. Wochenschr. 1896. Nr. 1. pag. 2—3.
3. Braus, H., Über Photogramme von Metallinjektionen mittelst Röntgenstrahlen. A. A. Bd. 11. Nr. 21. pag. 625—629. 1 Taf. 1896. (Füllung der Handarterien mit Quecksilber unter dem Druck einer Atmosphäre, wodurch auch die Kapillaren und Venen gefüllt werden.)
4. Dutto, H., Photographies du système artériel obtenues avec les rayons de Röntgen. Arch. de biol. T. 25. F. 2. pag. 320. 1896. (Injektion von verdünnter Gipslösung ergab schöne Bilder der Handarterien.)
5. Funke, E., Beiträge zur Anatomie des Ramus maxillaris Nervi trigemini. Königsberg (Anat. Inst.) Inaug.-Diss. 1896.
6. Haschek, E. u. Lindenthal, O. Th., Ein Beitrag zur praktischen Verwertung der Photographie nach Röntgen. 2 Fig. Wiener klin. Wochenschr. Jahrg. 9. Nr. 4. pag. 63—64. 1896. (Injektion von Teichmannscher Masse.)
7. Hepburn, D., Abnormalities of Muscles, Nerves, Heart, Vessels and Ligaments recently observed in the Practical Anatomy Rooms of the University of Edinburgh. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 30. N. S. Vol. 10. pag. 570.
8. Derselbe, Halychoerus grypus: the grey heal. Observations on its external appearances and visceral anatomy. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 30. N. S. Vol. 10. pag. 412 u. 488.
9. Lapinsky, M., Zur Frage nach dem Bau der Kapillaren in der Hirnrinde. Auf neurophysische Medizin bezügliche Fragen, herausg. von Sikorsky. H. 1—2. 1896. (Russisch.) (Eine Adventitia, an deren Innenfläche Kerne liegen, umhüllt alle Kapillaren der Hirnrinde.)
10. Derselbe, Zur Frage über das Lumen der Hirnkapillaren. Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 9. H. 3/4. pag. 169—184. 1896.

11. Schiefferdecker, P., Über den Bau der Wandung der Blutgefässe. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn. 10. Febr. 1896.

1897.

12. Barbieri, N. A., L'innervation des artères et des capillaires. C. R. Soc. Biol. Paris (10). T. 4. Nr. 8. pag. 224—225. 1897.
13. Bonnet, R., Präparate vom Herzen und den Blutgefässen. 31. Ber. d. oberhess. Ges. f. Natur-Heilk. 1896. pag. 155.
14. Caton, R., Case of complete transposition of viscera. Journ. of Anat. and Physiol. London. Vol. 31. N. S. Vol. 11. 1897.
15. Delezenne, C., Demonstration de l'existence de nerfs vaso-sensitivs régulateurs de la pression sanguine. C. R. Acad. Sc. Paris 1897. T. 124. Nr. 13. pag. 700—702.
16. Delore, Z., Radiographie des capillaires de la veine ombilicale dans les villosités placentaires. C. R. Soc. Biol. Paris (10). T. 4. Nr. 14. pag. 359—361. 1897.
17. Deroyer, Inversion totale des viscères. Bull. Soc. anat. Paris. Année 71. T. 10. Fasc. 18. pag. 623. 1896. 1 Fig.
18. Duval, Mathias, Le développement des vaisseaux et l'hématopoièse. (Reprod. du chapitre 33 du „Traite d'histologie“ de l'auteur.) Revue sc. (4). T. 6. Nr. 17. pag. 518—526. 1896.
19. Gérard, S., Les canaux anastomotiques artério-veineux chez l'homme et le singe. Arch. Sc. méd. Année 1. Nr. 5. pag. 455. 1896.
20. Grützner, P., Über den Blutkreislauf der Fische. Verh. d. Ges. deutscher Naturf. u. Ärzte, 68. Vers. Frankfurt a. M. 2 T. 2. Hälfte. pag. 498—499. 1897. Diskussion. (Kleinerer Blutdruck in der Aorta als in den Kiemenkapillaren. Relative Dicke der Wandungen.)
21. Kaczynski, St., Odwrotny uktad wnętrzności z rzadką nieprawidtowością w narządzie krązenia. Situs inversus mit einer seltenen Abnormität des Blutgefässsystems (Polnisch.) Przegląd lekarski. Nr. 8 u. 9. pag. 96 u. 97 u. 107—109. 1897.
22. Kipper, Georg, Beiträge zur Kenntnis des Situs transversus. Aus d. pathol. Inst. zu Marburg. 1897. 44 pag. 1 Taf. Inaug.-Diss.
23. Levy, Über Durchleuchtung des Thorax mittelst Röntgenstrahlen. Mit Bemerkungen von Du Bois-Reymond. Verh. d. physik. Ges. zu Berlin 1895/96. Arch. f. Anat. u. Phys. 1896. Phys. Abt. H. 5/6. pag. 524—529. 1896.
24. Maurer, Blutgefässe im Epithel. Morph. Jahrb. 1897. Bd. 25. H. 2. pag. 190—201.
25. Nagel, W., Zur Anatomie des weiblichen Beckens, besonders der Gefässe desselben. Gesellsch. d. Geburtsh. u. Gynäk. Berlin. Centralbl. f. Gynäk. Jahrg. 21. 1897. Nr. 5. pag. 136.
26. Derselbe, Beitrag zur Anatomie der weiblichen Beckenorgane. Arch. f. Gynäkologie. Bd. 53.
27. Pilliet, A. H., Note sur la structure de la paroi des veines variqueuses. C. r. Soc. biol. Paris 1897. Nr. 8. pag. 233—235. 2 Fig. (Enthält nur Pathologisch-Anatomisches.)
28. Rabaud, E., Sur l'origine endodermique des vaisseaux sanguins. C. R. Soc. Biol. (10). T. 3. 1896. Nr. 31. pag. 985—986.
29. Derselbe, Note sur la système circulatoire d'un poulet Omphalocéphale. C. R. Soc. Biol. Paris (10). T. 4. Nr. 12. pag. 327—328. 1897. (Déplacement du coeur qui n'est pas suivi de celui des gros vaisseaux.)
30. Rovere, D. Della, Sullo fibre elastiche delle vene superficiali degli arti. Anat. Anz. Bd. XIII. Nr. 7. 1897. pag. 196—211. 5 Fig.
31. Schiefferdecker, P., Über die Ernährung der Blutgefässwandung und die Lymphbahnen derselben. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde. Bonn, 18. Jan. 1897. 6 pag.
32. Stiles, Harold, J., Skiagraphy after injection of the blood vessels with Mercury.

Journ. Anat. and Phys. London. Vol. 31 = N. S. Vol. 11. 1897. (Technische Mitteilungen.)

33. Triepel, H., Über das elastische Gewebe in der Wand der Gehirnarterien. Med. Ver. Greifswald. Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. 23. 1897. Vereinsbeilage Nr. 6. pag. 31.

Herz. 1896.

34. Gerouzi, G., Reperto anatomico-patologico ed osservazioni su di un raro caso di anomalia congenita di cuore. Riform. med. Anno 12. Nr. 203 e 204.

35. Gerrard, P. N., A case of Dextrocardia. Lancet. Vol. 1. Nr. 16—3790. pag. 1000—1061.

36. Mac Gillavry, D., De aetiologie en de pathogenese der congenitale hartgebroken. Leiden. 8°. 111 pag. Inaug.-Diss.

37. Grattschew, K., Über die Änderung der Form der Herzvorhöfe während ihrer Thätigkeit. Med. Überschau. (Obosrenje). Bd. 45. Nr. 11. pag. 1057—1060. Moskau 1896. (Russisch.)

38. Haynes, J. S., The Relations of the Heart and Lungs to the anterior Chest Wall as determined by composite Photography. 4. Pl. Tr. of the first panameric. med. Congres, Washington 1893. Pt. 2. 1895/96. pag. 1168—1181.

39. Heynemann, N., Über die Art der Blutgefässverteilung im Herzen. Verh. d. phys. Ges. zu Berlin 1896. Arch. f. Physiol. (Du Bois-Reymond). 1896. H. 5/6.

40. Mc Lennan, W., A Case of Dextrocardia without Displacement of other Viscera. Illustrat. British med. Journ. Nr. 1870. pag. 1314—1315.

41. Przewoski, E., Anomalae chordae tendineae cordis humani. Valvula venae cavae superioris. Denkschr. d. med. Gesellsch. Warschau. Bd. 92. pag. 400—422. 1896. 3 Taf. (Polnisch.)

42. Derselbe, Nadmiernie dingie miesnie brodawkowate serea. Übermässig lange Papillarmuskeln des Herzens. Denkschr. d. med. Gesellsch. Warschau. Bd. 92. pag. 423—426. 1896. 1 Taf. (Polnisch.)

43. Derselbe, Zatoka zylna dolka owalnego Venensinus der Fossa ovalis. Denkschr. d. mediz. Gesellsch. Warschau. Bd. 92. pag. 390—399. 1896. 1 Tafel u. 1 Textfigur. (Polnisch.)

44. Thesen, J., Etude sur la biologie du coeur des poissons osseux. A. d. zool. expér. Sér. 8. T. 3. Nr. 1. pag. 101—131.

1897.

45. Chiari, H., Über Netzbildungen im Atrium dextrum. Verh. d. Ges. deutscher Naturf. u. Ärzte, 68. Vers. Frankfurt a. M. 2. Teil. 2. Hälfte. pag. 21. 1897.

46. Christoph, Karl, Ein Fall von doppelter Kommunikation beider Herzhälften. Greifswald. 22 pag. Inaug.-Diss. 1897.

47. Clason, E., Smárre anatomiska meddelanden. II. Abnorma udvidningar af pericardium. Upsala läkareförings förhandlinjer. Ny foljd. Bd. 3. H. 3. pag. 182.

48. Colucci, V., Su di un caso di lacerazione del cuore bovino e di una particolarità istologica delle arterie coronarie. Rend. della R. Acad. di Bologna. 30. maggio.

49. Creutzfeldt, Otto, Das Flächenwachstum der menschlichen Atrioventrikularklappen. Jena. 31 pag. Inaug.-Diss. 1897.

50. Dogiel, A. S., Die Endigung sensibler Nerven im Herzen und Blutgefässen von Säugetieren. Obosrenje (Übersicht) über Psychiatrie, Neurologie und experimentelle Psychologie, herausg. von Bechterew. H. 8. pag. 577—579.

51. Eisenmenger, Victor, Die angeborenen Defekte der Kammerscheidewand des Herzens. Festschr. f. Leop. v. Schroetter. Arbeiten a. d. 3. med. Univ.-Klinik in Wien. Zeitschr. f. klin. Medizin. Bd. 32. Suppl.-H. pag. 1—28. 1897.

52. Gallois, E., Forme rare de malformation cardiaque congénitale. Lyon méd. Année 83. pag. 469. 1897.

53. Griffith, Wardrop, Heart showing Abnormal Pulmonary Valves with great dilatation of the Trunk and branches of the pulmonary artery. Journ. Anat. Phys. London. Vol. 31 = N. S. 11. P. 2. pag. XX—XXI. 1897. 2 Fig. (Proc. anat. Soc Great Britain and Ireland.)
54. Derselbe, Heart with Imperfection of the Septum of the Ventricles and other anomalies not giving rise to cyanosis during live. Journ. Anat. and Phys. London. Vol 31 = N. S. 11. P. 2. Proc. anat. Soc. Great Britain and Ireland. Ibid. 2 Fig.
55. Hatta, S., Contributions to the Morphology of Cyclostomata. I. On the Formation of the Heart in Petromyzon. Journ. Coll. Sc. Tokyo. Vol. 10. P. 2. pag. 224—237. 1897. 1 Pl. (No paired origin. Derived from a group of mesenchymatous cells which are neither produced from the hypoblast nor by splitting from splanchnopleure. This mass does not contribute to dawagrowth of mesoblast nor to formation of corpuscles.)
56. Kaiser, H., Ein Fall von seltener Herzmissbildung. Düren. 25 pag. Inaug.-Dissert. München 1897.
57. Monod, Jacques, Anomalie du coeur. Bull. Soc. anat. Paris. Année 71 (5). T. 10. Fasc. 22. pag. 852. 1896. (Inversion complète de l'aorta et de l'artère pulmonaire, persistance du trou de Botal. Communication interventriculaire.)
58. Parsons, F. G. and A. Keith, Seventh report of the Committee of collective investigation of the Anatomical Society of Great Britain and Ireland for the year 1896/97; the frequency of an opening between the right and left ventricles at the seat of the foetal foramen ovale. Journ. Anat. and Physiol. London. Vol. 31 = N. S. Vol. 11. 1897.
59. Pascheles, Über Dextrokardie. K. k. Ges. Ärzte Wien. Wiener klin. Wochenschr. Jahrg. 10. Nr. 25. pag. 618—619. 1897.
60. Pitschel, W., Ein Fall von Persistenz des Truncus arteriosus communis. Dissert. Königsberg 1897.
61. Preisz, H., Angeborene Herzfehler bei Haustieren (Ungarisch.) Kozlem az összehasoul élet és Kórtan Koréból 1897.
62. Rolleston, Heart showing a muscular Band passing between the two Musculi papillares of the left Ventrile and capable of acting as a moderator band. Journ. Anat. Phys. London. Vol. 31 = N. S. 11. P. 2. pag. XXI—XXII. (Proc. anat. Soc. Great Britain and Ireland) 1 Fig.
63. Derselbe, Heart showing aberrant Attachement of Chordae tendineae on the left Ventrikle. Journ. Anat. Phys. London. Vol. 31 = N. S. 11. P. 2. pag. XXI—XXII.
64. Derselbe, Heart showing dwarfing of the right or anterior Musculus papillaris of the left ventricle and, as a result, attachement of the anterior cusp of the mitral valve directly to the septum Ibid.
65. Rosenfeld, G., Über Verlagerung des Herzens bei Trichterbrust. Med. Abh. Festschr. Stuttgart ärztl. Verein. pag. 115—120. 1897. 2. Abt.
66. Schmidt, V., Zur Frage nach der Innervation des Herzens Russ. Arch. f. Pathol. klin. Med. u. Bakteriol, herausg. v. Podwysotzky. Bd. 4. St. Petersburg 1897. H. 3, 4, 5, 6.
67. Tonnel, Eugène, Contribution à l'étude du coeur chez le vieillard. Lille. 68 pag. Thèse 1896.

Arterien. 1896.

68. Altuchew u. Snegirew, N. E., Eine neue Methode zur Unterbindung der Arteria uterina. Moskau. 7 pag. 3 Holzschn. Separatabdr. d. physik.-med. Ges. Moskau.
69. Goetz, A., Über den abnormen Ursprung und Verlauf der Arteria subclavia dextra (Dysphagia lusoria). Dissert. Königsberg 1896. 30 pag. 1 Taf. (Die Arterie entsprang als letzter Ast des Aortenbogens und verlief zwischen Wirbelsäule und Ösophagus nach rechts.)

70. Griffin, E. H., Two Cases of an elarged ascendig pharyngeal Artery, situated on the posterior Wall of the Pharynx. Med. Record. New York. Vol. 50. Nr. 7 = 1345 pag. 247.
71. Parsons, F. G. u. A. Keith, Sixth annual report of the Committee of collective investigation of the Anatomical Society of Great Britain and Ireland 1895—1896. The mode of origin of the branches of the internal iliac artery. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. 31 = N. S. Vol. 11. 1896.
72. Schmerber, F., Recherches anatomiques sur l'artère rénale. Lyon, Plan. 4°. 87 pag. 4 Pl.
73. Seitz, C., Über seltene Gefässanomalien im Kindesalter. Münchener med. Wochenschr. Jahrg. 37. Nr. 92. pag. 1026—1027. (Arteriosklerose bei Kindern.)

1897.

74. Adachi, B., Über die Blutgefässe der Japaner. Mitt. II. Gefässe der unteren Extremität. Zeitschr. d. med. Ges. zu Tokio. Bd. XI. H. 23. 5. Dec. 1897.
75. Alexander, A. J., Replies to questions issued by the Anatomical Society of Great Britain and Ireland. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. 31 = N. S. Vol. 11. 1897. (Beobachtungen über den Teilungsmodus der A. hypogastrica. S. auch die Mitteilung von Parsons u. Keith.)
76. Bartholdy, Kurt, Die Arterien der Nerven. 10 Taf. Morph. Arbeit. Bd. VII.
77. Cannieu, A., L'aorta est formée par le troisième arc vasculaire et non par le quatrième et l'artère pulmonaire, ainsi que le ligament de Botal par le quatrième et non par le cinquième. Bibliogr. anat. 1896. Nr. 5. 8 pag.
78. Chievitz, J. H., Beobachtungen und Bemerkungen über Säugetiernieren. Arch. Anat. u. Phys. Suppl. 1897.
79. Dragneff, S., Recherches anatomiques sur les artères coronaires du coeur chez l'homme (Thèse). Paris, Nancy. 43 pag. 1897.
80. Frédèric, J., Beitrag zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Äste der Aorta descendens beim Menschen. Morph. Arbeiten. Bd. 7. H. 3. pag. 691—712. 13 Fig.
81. Funke, Eine chirurgisch wichtige Anomalie der Arteria lingualis. Arch. f. klin. Chir. Bd. 54. 1897.
82. Glaevecke u. Doehle, Über eine seltene angeborene Anomalie der Pulmonararterie. (Phys. Verein Kiel). Münchener med. Wochenschr. Jahrg. 38. Nr. 34. pag. 950. 1897.
83. Goetz, A., Über den abnormen Ursprung und Verlauf der Arteria subclavia dextra. (Dysphagia lusoria). Diss. 30 pag. 1 Taf. Königsberg.
84. Griffith, Wardrop, An abnormal muscle of the hand, with remarks on the course of the radial artery. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. 31 = N. S. Vol. 11. 1897.
85. Herrick, A. B., A rare Anomaly of the Arch. of the Aorta with an additional Muscle in the Neck. Bull. Journ. Hopkins Hosp. Vol. 8. Nr. 80. pag. 234—235. 1897. 3 Fig.
86. Margianti, Su un caso di aplasia aortica. Rend. R. Accad. di Med. Torino. Seduta 7. Maggio 1897. Gazz. med. Torino. Anno 48. pag. 368.
87. Miura, M., Anomalien der Gefässstämme. Zeitschr. d. med. Ges. zu Tokio. Bd. XI. H. 18. 20. Sept. 1897.
88. Riche, P., Anomalie de la crosse de l'aorta. Bull. Soc. anat. Paris. Année 72 (5). T. 11. Nr. 5. pag. 221—222. 1897. 4 Fig.
89. Rossolino, G., Zur Frage über die multiple Sklerose und Gliose. Nebst einer Bemerkung über die Vaskularisationsverhältnisse der Medulla oblongata. Deutsche Zeitschrift f. Nervenheilk. Bd. 11. H. 1/2. pag. 88—121. 1897. 2 Taf. (Kleine Zweige der Art. spin. ant. versorgen die kaudale Hälfte der Medulla obl. Zweige der Arter. vertebr. [Arteriolae spino- bezw. vertebro-bulbares] die andere Hälfte und zwei Arteriolae coecae die Pyramiden.)

90. Schwalbe, Ernst, Beitrag zur Kenntnis der Arterienvarietäten des menschlichen Armes. Morph. Arb. Bd. VIII.
91. Spalteholz, W., Distribution of Arteries in the human skin. Proc. Anat. Soc. Great Britain and Ireland. Juni 1897. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. 31 = N. S. Vol. 11. 1897. (Demonstration stereoskopischer Photogramme.)
92. Tonkow, W. N., Über die nutritiven Arterien der Nerven und Nervengeflechte beim Menschen. Vorl. Mitt. Wratsch. St. Petersburg 1897. pag. 5—6. (Russisch.)
93. Turner, Sir William, Notes on the dissection of a third Negro. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. 31 = N. S. Vol. 11. 1897.
94. Versari, R., Le arterie timiche nell' uomo ed in altri mammiferi, loro rapporti colle arterie tiroide. Boll. Soc. Lancisiana degli ospedali di Roma. XVII.
95. Young, Alfr. H., Abnormalities of the middle sacral Artery and their morphological Significance. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. 31 = N. S. 11. P. 2. pag. 169—175.

Venen. 1896.

96. Buller, A. H. R., Abnormal anterior abdominal vein in a Frog. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 30. N. S. Vol. 10. pag. 211. 1 Fig.
97. Vicarelli, G., Di un caso espansione sacciforme della vena ombilicale. Ann. di ostetr. e di ginec. Vol. 18. Nr. 2. pag. 153—161. Con fig.

1897.

98. Batujew, N. A., Abnormität der linken Nierenvene und in Verbindung mit dieser ein restierender Teil der linken Kardinalvene. Wratsch. St. Petersburg 1897. pag. 645—647. (Russisch.)
99. Farmer, Double inferior Vena cava. Proc. Anat. Soc. Great Britain and Ireland. July 1896. Journ. of Anat. and Phys. London. Vol. 31 = N. S. Vol. 11. 1896. (Demonstration zweier Fälle von doppelter V. cava inf.)
100. Hochstetter, Ferd., Zur Entwickelung der Venae spermaticae. Anat. Hefte. H. 27 = Bd. 8. H. 4. pag. 802—811. 1897. 1 Fig.
101. Derselbe, Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Venensystems der Edentaten. Morph. Jahrb. Bd. 25. 1897.
102. Miura, M., Eine Anomalie der Vena spermatica interna sinistra. Zeitschr. d. med. Ges. zu Tokio. Bd. XI. H. 19. 1897.
103. Müller, Paul, Die venöse Cirkulation der unteren Extremität und ihre Bedeutung für die Chirurgie der Schenkelvene. Arch. f. Anat. u. Phys. Suppl. 1897.
104. Robineau, Bifurcation de la veine poplitée. Bull. Soc. anat. Paris. Année 72 (5). T. 11. Nr. 5. pag. 184—185. 1897. 1 Fig.
105. Waldeyer, W., Berichtigung (über Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Venen des Armes). Berliner med. Gesellsch. Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. 23. 1897. Ver.-Beilage. Nr. 6. pag. 88—90. Vergl. ebendort Jahrg. 22. Nr. 31. pag. 211.

Lymphgefässe und Lymphdrüsen. 1896.

106. Boddaert, R., Application de l'injection sous-cutanée de fluoresceine à l'étude du system lymphatique. Ann. Sc. Med. Gand. 12 pag.
107. Gulland, G. L., The developpement of lymphatic Glands. Rep.s from the Laborat. of the R. College of Physicians Edinburgh. Vol. 5. pag. 1—5.
108. Ranvier, L., Aberration et régression des lymphatiques en voie de développement. C. R. d. l. ac. d. sc. T. 122. Nr. 10. 1896. pag. 578—580.
109. Sulzer, M., Über den Durchtritt korpuskulärer Gebilde durch das Zwerchfell. Aus



d. path.-anat. Institut zu Heidelberg. Virchows Arch. Bd. 143. H. 1. pag. 99—110. 1 Taf. Zugl. Inaug.-Diss. Heidelberg.

1897.

110. Beck, C., Beitrag zur Kenntnis der elastischen Fasern und ihres Verhältnisses zu den Lymphgefässen der Haut. Arch. f. Dermatol. u. Syph. Bd. 38. 1897. pag 401—404.

111. Calvert, W. J., The Blood-vessels of the lymphatic Gland. Anat. Anz. Bd. 13. Nr. 6. 1897. pag. 174—180. 2 Fig.

112. Cuénot, L., Les globules sanguins et les organes lymphoides des Invertebrés. (Rev. critique et nouvelles recherches.) Arch. d'anat. microsc. 1897. T. 1. F. 1. pag. 153—192. 1 pl.

113. Dogiel, A. S., Die Nerven der Lymphgefässe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49. H. 4. pag. 791—797. 1897. 1 T.

114. Gerota, Bemerkungen über die Lymphgefässe der Harnblase. Anat. Anz 1897. Bd. 13. Nr. 21/22. pag. 605—606.

115. Hoehl, E., Zur Histologie des adenoiden Gewebes. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1897. pag. 133—152. 2 T.

116. Ranvier, La théorie de la confluence des lymphatiques et la morphologie du système lymphatique de la grenouille. C. R. Ac. Sc. Paris 1896. T. 123. Nr. 23. pag. 970—975.

117. Derselbe, L., La théorie de la confluence des lymphatiques et le développement des ganglions lymphatiques. C. R. Ac. Sc. Paris 1896. T. 123. Nr. 24. pag. 1038—1042.

118. Regaud et Barjon, Vaisseaux lymphatiques des tumeurs épithéliales malignes. C. r. S. biol. 1896. Nr. 34. pag. 1091—1092.

119. Regaud, Cl., Les vaisseaux lymphatiques du Testicule. C. R. Soc. biol. Paris (10). T. 4. Nr. 24. pag. 659—661. 1897.

120. Retterer, Ed., Origine épithéliale des leucocytes et de la charpente réticulée des follicules clos. C. R. Soc. Biol. Paris (10). T. 4. Nr. 11. pag. 289—292. 1897.

121. Schumacher, S., Nachträgliche Bemerkungen über die Lymphdrüsen von Macacus rhesus Aud. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49. 1897. H. 4. pag. 804—806.

122. Teichmann, L., Die Lymphgefässe bei entzündlichen Prozessen seröser Häute, ferner der Lungen und Leber. (Polnisch.) In Compt. rend. Classe des Sc. mat. et nat Ac. Sc. Cracovie. Vol. 34. 1897. pag. 1—23. Deutsch im Bull. intern. Ac. Sc. Cracovie. Octobre 1896. pag. 356—363.

Milz. 1896.

123. Laudenbach, J. P. (Kiew), Regeneration der Milz. Sitzungsber. d. 6. Versamml. russ. Ärzte in Kiew. Med. Überschau. (Obosrenje). Bd. 46. pag. 95. Moskau 1896. (Russisch.)

124. Selinow, A. u. Uskow, N., Über die Milz in ihrer Beziehung zu den weissen Blutkörpern und über die Zahl der letzteren. Aus d. kaiserl. Institut f. experim. Medizin. Archives des sciences biologiques publiées par l'Institut Impérial de médecine expérimentale à St. Petersbourg. T. 5. Nr. 1. pag. 1—40. St. Petersburg 1896 (In russischer und französischer Ausgabe.)

1897.

125. Vincent and Harrison, The haemolymph Glands of some Vertebrates. Journ. Anat. and Phys. London 1897. Vol. 31 = N. S. Vol. 11. P. 2. pag. 176—198. 1 Pl.

126. Koschelew, A. N., De l'influence de l'hyperémie et de l'anémie de la rate sur la constitution morphologique des globules blancs du sang. Arch. de sc. biol. T. VI. Nr. 1. pag. 17 u. f.

127. Laguesse, E., Schéma de la rate. Bibliogr. anat. 1897. Nr. 2. pag. 119—124. 2 Fig.

Schilddrüse, Thymus und Nebendrüse. 1896.

128. Abelous, J. E. et Billard, Recherches sur les fonctions du thymus chez la grenouille. Arch. de phys. norm. et pathol. Année 28. Sér. 5. T. 8. Nr. 4. pag. 898—907.

129. Blumenreich u. Jacoby, Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung der Schilddrüse und ihrer Nebendrüsen für den Organismus. (Vorl. Mitteil.) Berliner klin Wochenschr. Jahrg. 33. Nr. 15. pag. 327—328 u. Arch. f. ges. Physiol. Bd. 64. H. 1/2. pag. 1—52.

130. Bourneville, De l'action de la glande thyroide sur la croissance. C. R. soc. de biol. Sér. 10. T. 3. Nr. 2. pag. 55—59. (Untersuchungen an Idioten.)

131. Clark, A., A Case of Absence of the Thymus gland in an Infant. Lancet. Vol. 2. Nr. 16 = 3816. pag. 1077.

132. Donath, T., Zur Wirkung der Schilddrüse. Virchows Arch. 1896. Suppl.-Heft zu Bd. 144. pag. 253—281. (Physiologisch.)

133. Edmunds, W., Observations and experiments on the pathology of Graves' diseases. The journ. of pathol. and bacteriol. January 1896. pag. 488.

134. Derselbe, Observations on the Thyroid and Parathyroid of the Dog. Pr. of the Physiol. Soc. Journ. of Physiol. Vol. 20. Nr. 2/3. pag. III—IV. (Experimentelles.)

135. Farret, M., Contribution à l'étude du Thymus en enfant. Thèse Paris 1896.

136. Fischer, Th., Über die Beziehungen zwischen der Schilddrüse und den weiblichen Geschlechtsorganen. Wiener med. Wochenschr. Jahrg. 1896. Nr. 6. pag. 218—222. Nr. 7. pag. 259—263. Nr. 8. pag. 316—320. Nr. 9. pag. 355—359.

137. Formánek, E. u. Haskovec, L., Beitrag zur Lehre über die Funktion der Schilddrüse. Wien, Hölder 1896. 8°. 80 pag.

138. Galeotti, G., Beitrag zur Kenntnis der Sekretionserscheinungen in den Epithelzellen der Schilddrüse. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. 48. pag. 305—328. 1 Taf.

139. Heine, L., Bedeutung der Schilddrüse. Beilage zur Allgem. Zeitung. Nr. 149. 2 pag. 1896.

140. Irsay, Arthur, Beitrag zur Rolle der Schilddrüse im Organismus. Münchn. med. Wochenschr. Jahrg. 43. Nr. 51. pag. 1249—1250.

141. Kohn, A., Studien über die Schilddrüse. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. 41. pag. 602—605.

142. Kossel, A., Über die Bildung von Thymin aus Fischsperma. Zeitschr. f. phys. Chemie. Bd. 22. H. 2. pag. 188—191.

143. Nicolas, A., Recherches sur les vésicules à epithélium cilié annexées aux derivés branchiaux avec quelques remarques sur les glandes parathyroïdes. Bibliogr. anat. Paris et Nancy 1896. H. 4. pag. 171—183. 6 Fig.

144. Notkin, J., Zur Schilddrüsenphysiologie. Virchows Arch. 1896. Suppl.-Heft zu Bd. 144. pag. 224—253. (Physiologisches.)

145. Paviot, J. et Gerest, Un cas d'epithelioma primitiv du thymus. Valeur du corps concentriques pour la diagnostic histologique. Arch. de méd. expérim. 1896. Nr. 5. pag. 606—621.

146. Platt, Julia B., The Developpment of the Thyroid gland and of the Suprapericardial Bodies in Necturus. Anat. Anz. 1896. Bd. XI. Nr. 18 u. 19. pag. 557—567. 1 Fig.

147. Prenant, Les dérivès branchiaux chez l'orvete. Arch. de Physiol. normale et pathol. Ser. 5. T. 8. Paris 1896. pag. 1—6.

148. Scherk, K., Die funktionelle Beziehung der Schilddrüse zu den Geschlechtsorganen. Ärztl. Rundschau. Jahrg. 6. Nr. 3. pag. 33—35.

149. Schmidt, Martin B., Über die Flimmercysten der Zungenwurzel und die drüsigen Anhänge des Ductus thyreoglossus. 1 Taf. Festschr. f. Benno Schmidt. Jena. pag. 89—148.

150. Sultan, G., Beitrag zur Involution der Thymusdrüse. Virchows Arch. Bd. 144. H. 3. pag. 447—461. 1 Taf.

151. Verdun, P., Sur les glandes satellites de la thyroide du chat et les kystes, qui en derivent. C. R. de la soc. de biol. S. 10. T. 8. Nr. 28. pag. 899—901.

152. Warren, J. W., Sur present knowledge of the interstitial Secretion of the Thyroid Gland. Boston med. and surg. Journ. Vol. 135. Nr. 5. pag. 101—104.

1897.

153. Amaldi, P., La ghiandola tiroide negli alienati. Riv. sperim. di freniatr. Vol. 23. Fasc. 2. pag. 311—349. Raggio Emilia 1897 con tavol.

154. Capitan, M., La chlorose thyroidienne. C. R. Soc. Biol. 1897. 10 Ser. Vol. IV. pag. 1073—1078. (Bei Chlorotischen ist mitunter die Schilddrüse vergrössert.)

155. Christiani, H. u. Ferrari, E., De la nature des glandes parathyroïdiennes. C. R. Soc. Biol. 1897. 10 Ser. Vol. IV. Nr. 30. pag. 885—886.

156. Coulon, W., Über Thyreoidea und Hypophysis der Kretinen, sowie über die Thyreoidealreste bei Struma nodosa. Diss. Bern 1897. 49 p. 2 Taf. Virchows Arch. Bd. 147. Folge XIV. Bd. VII. 1. H. pag. 53—99. 2 Taf.

157. Cyon, E., Beiträge zur Physiologie der Schilddrüse und des Magens. Arch. ges. Phys. Bonn. 70. Bd. 5 Taf. S. A. 1898. pag. 1—160.

158. Derselbe, Les nerfs du coeur et de la Gland thyroïde. C. R. l'acad. sc. 1897. T. CXXIV. Nr. 26. pag. 1544—1545.

159. Gley, M. E., Des effets de l'exstirpation des glandules parathyroïdes chez le chien et chez le lapin. C. R. hebd. Soc. Biol. X. Ser. T. IV. 1897. pag. 18—20.

160. Derselbe, Sur la function des glandules parathyroïdes. Remarques à propos de la communication des Moussu (vide Nr. 16. Moussu). Ibid. pag. 46—47 u. 101.

161. Goldberg, S. I., Einwirkung der Exstirpation der Schilddrüse bei jungen Tieren auf die Entwickelung des Organismus, insbesondere des Schädels und Gehirns. Aus dem physiol. u. pathol.-anat. Laboratorium des k. Inst. f. experim. Medizin. Mit 2 photogr. Taf. Russ. Arch. Pathol.-klin. Med. u. Bakteriol., herausg. von Podwyssotzky. Bd. III. St. Petersburg 1897. (Russisch, mit einem Resumé in französischer Sprache. pag. 644.)

162. Jacoby, Martin, Zur Entwickelung der Nebendrüsen der Schilddrüse. Anat. Anz. XIII. Bd. Nr. 3. pag. 85—88.

163. Jacques, P., De l'innervation sécrétoire de la glande thyroide. Bibliogr. anat. 5. année. Nr. 4. pag. 199—193.

164. Launay, P., Kyste congénital sous-hyoïdien. Bull. Soc. anat. Paris 1897. Nr. 14. pag. 608—609.

165. Leonhardt, M., Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung der Schilddrüsen für das Wachstum im Organismus. Virchows Arch. Bd. 149. pag. 341—377. (Hemmung des Knochenwachstums durch Thyroidektomie.)

166. Morat, P., Le grand sympathique et le corps thyroide. Presse méd. Paris 1897. Nr. 107. pag. 385.

167. Moussu, M. G., Function parathyroïdienne. C. R. hebd. Soc. Biol. 1897. 10 Ser. T. IV. pag. 44—46.

168. Munk, H., Zur Lehre von der Schilddrüse. Virchows Arch. 1897. Bd. 150. H. 2. pag. 271—305. (Experimentell physiol.)

169. Nicolas, A., Nouvelles recherches sur les glandes parathyroïdes. Bibliogr. anat. 5. année. Nr. 5. pag. 241—250.

170. Pettit, A., Sur les thyroides et parathyroïdes des Oiseaux Association française pour l'avancement des sciences. 26. session à Saint Etienne 1897. I. partie. pag. 306.

171. Pokrowsky, W. T., Einfluss der Exstirpation der Schilddrüse bei Hunden auf den

quantitativen und qualitativen Bestand der weissen Blutkörper. Arch. sc. biol. publ. l' Inst. Imp. med. exper. St. Pétersbourg. T. 5. Nr. 4 et 5. pag. 311—336. St. Petersburg 1897. (Russisch u. französisch). Autoreferat in d. Arbeiten d. Ges. russ. Ärzte in St. Petersburg 1897. 64. Jahrg. April. pag. 507—510. (Russisch.)

172. Rouxeau, A, Resultats de l'exstirpation isolee des glandules parathyroides chez le lapin. C. R. hebd. Soc. Biol. 1897. 10. Ser. T. IV. Nr. 1. pag. 17—18.
173. Simon, Ch., Thymus, Thyroïde in Testuts Traité d'anatomie. T. IV. Fasc. 2. 1. Vol. 194 pag. 121 Fig. 1898. Paris.
174. Derselbe, Thyroid latérale et glandule thyroidienne chez les Mammifères. Thèse, Nancy 1896. 151 pag. 1 Taf.
175. Soulié, A. et Verdun, P., Sur les premiers stades du développement de la Thyroïde médiane. C. R. Soc. biol. Paris. 10. Ser. T. 4. Nr. 11. pag. 411—413. (Bourgeon épithelial unique chez le lapin, tempe, chat, homme.)
176. Streiff, Über die Form der Schilddrüsenfollikel des Menschen. Arch. mikr. Anat. u. Entwickelungsgeschichte. Bonn 1897. Bd. 48. H. 4. pag. 579—586. 1 Taf.
177. Symington, Johnson, Über Thyreoïdea, Glandulae parathyroïdeae und Thymus beim dreizehigen Faultier (Aï, Bradypus tridactylus). Arch. Anat. u. Entwickelungsgesch. Anat. Abt. Suppl.-Bd. Jahrg. 1897. pag. 235—241.
178. Tourneux, F. et Verdun, P., Sur les premiers développments et sur la détermination des glandules thyroïdiennes et thymiques chez l'homme. C. R. Soc. biol. 1897. T. IV. Nr. 2. pag. 63—64.
179. Dieselben, Sur les premiers développments de la thyroïde, du thymus et des glandules parathyroïdiennes. Journ. l. anat. et de la physiol. 1897. Nr. 4. pag. 305—322. 3 Pl.
180. Verdun, P., Contribution à l'étude des glandules satellites de la thyroïde chez les Mammifères et en particulier chez l'homme. Thèse, Toulouse. 104 pag. 3. Pl. 1897.
181. Derselbe, Sur les dérivés de la quatrième poche branchiale chez le chat. C. R. Soc. Biol. 1897. 10. Ser. Vol. IV. pag. 1003—1005.
182. Versari, R., Permanenze del tubo timico in individuo adulto con timo ancora sviluppato. Bull. Soc. Lancisiana d. Ospedali di Roma. Année 17. fasc. 1. pag. 313. (Resoc. d'Adunanza dal 17 Luglio 1897) u. Fasc. 2. pag. 87—91. Roma 1897.
183. Derselbe, Le arterie timiche nell' uomo ed in altri mammiferi. Loro rapporti con le arterie tiroidee. Bull. Soc. Lancisiana d. Ospedali di Roma. Anno 17. Fasc. 2. pag. 64—82. Roma 1897. con fig.

Nebenniere. 1896.

184. Colling, E. Walter and Vincent, Swale, On the so called suprarenal bodies in Cyclostoma. Anat. Anz. Bd. XII. pag. 232—241. 2 Fig.
185. Diamare, Vincenzo, Ricerche intorno all' organo interrenale degli Elasmobranchi ed ai corpuscoli di Stannius dei Teleostei. Mem. della Soc. italiana della scienze (detta dei XL). Ser. III. T. X. Roma 1896.
186. Kelynack, T.N., A case of adrenal adenoma. Journ. of anat. and phys. Vol. XXX. N. S. Vol. X. London 1896. pag. 539.
187. Pettit, Auguste, Sur les capsules surrénales et la circulation porte surrénale des oiseaux. Bull. du mus. d'hist. nat. de Paris. Année 1896. Nr. 3. pag. 87—88.
188. Derselbe, De l'action de quelques substances toxiques sur la glande surrénale. Bull. du mus. d'hist. natur. de Paris. Année 1896. Nr. 4. pag. 187—188.
189. Derselbe, Recherches sur les capsules surrenales. Journ. de l'anat. et de la phys. Année 32. 1896. pag. 301—362. 2 Taf. pag. 369—419. 2 Taf.
190. Szymonowicz, Ladislaus, Die Funktion der Nebennieren. Arch. f. ges. Physiol. Bd. 64. pag. 97—164. 2 Taf.

1897.

191. Biedl, Arthur, Beiträge zur Physiologie der Nebenniere. I. Mitteilung: Die Innervation der Nebenniere. Aus d. Inst. f. allg. experim. Pathol. d. Univ. Wien. Arch. d. ges. Physiol. Bd. 67. H. 9/10. pag. 443 - 483. 5 Fig. (Betrifft die Physiologie der Nebenniere.)
192. Collinge, Walter E., The suprarenal Bodies of Fishes. Natural Science. London. Vol. 10. Nr. 63. pag. 318—322.
193. Huot, M. E., Sur les capsules surrénales, les reins, le tissu lymphoide des Poissons lophobranches. C. R. Acad. sc Paris. T. 124. Nr. 25. Lundi, 21. Juni 1897. pag. 1462—1464.
194. Langlois, M. P., Homologie fonctionelle des capsules surrénales des grenouilles et des mammifères. C. R. Soc. biol. Paris. S. 10. T. 4. pag. 184—186.
195. Derselbe, Sur les fonctions des capsules surrénales. Thèse Paris. 1897. pag. 1—126. (Grösstenteils physiologischen Inhalts mit kurzen anatomischen Bemerkungen über die Nebennieren des Meerschweinchens, Kaninchens und Hundes.)
196. Pilliet, A. H. et Veau, Victor, Capsule surrénale aberrant du ligament large. C. R. Soc. biol. Paris. S. 10. T. IV. pag. 64 - 68.
197. Velich, Alois, Über die Folgen der einseitigen Exstirpation der Nebennieren. Wiener klin. Rundschau. Nr. 51. pag. 835—836; ref. in Monatsschr. f. prakt. Dermatol. Bd. 26. H. 11. pag. 600.
198. Vincent, Swale, The suprarenal capsules in the lower vertebrates. Proc. Birmingham phil. Soc. Vol. 10. Pt. 1a. pag. 1—26. (Ref. im Litteraturanzeiger des Anat. Anz. Bd. XIV. pag. 30.)
199. Derselbe, The suprarenal capsules in the lower vertebrates. Birmingh. Med. Rev. Aug. 1896.
200. Derselbe, Contributions to the comparative Anatomy and Histologie of the Suprarenales Capsules. — The suprarenal Bodies in Fishes and their relation to the so-called Head-Kidney. Trans. Zoolog. Soc. London. Vol. 14. Pt. 3. 1897. pag. 41—84. 6 Taf.
201. Derselbe, The comparative Physiology of the Suprarenal Capsules. Proc. R. Soc. London. Vol. 61. 1897. pag. 64—73. 3 Fig. Centralbl. f. Phys. Bd. 11. Nr. 15. pag. 478.
202. Derselbe, On the Morphologie and Physiologie of the Suprarenal capsules in Fishes. Anat. Anz. Bd. XIII. Nr. 1—2. pag. 39—48.
203. Derselbe, On the Suprarenal Capsules and the lymphoid Tissue of Teleostean Fishes. Anat. Anz. Bd. XIV. pag. 151—152.
204. Derselbe, Further observations upon the comparative Physiology of the suprarenal capsules. Proc. R. Soc. London. Vol. LXII. 1897, 17. Dec. pag. 176—178.
205. Wendling, Ch., Considerations sur le rôle fonctionnel des capsules surrénales. Thèse Paris 1897. 52 pag. (Physiologisch.)

Blutgefässe.

Bonnet (2) untersuchte die Arterien des Neugeborenen und Erwachsenen mit der Orceinmethode. Die Elastica intimae und adventitiae sind als die stärker entwickelten Grenzlamellen der die Media an den grössten Arterien durchsetzenden elastischen Lamellensysteme zu betrachten. Die Elastica externa geht kapillarwärts früher verloren als die Elastica

-interna. Die elastischen Elemente der Adventitia sind verschieden in den einzelnen Abschnitten des Arteriensystems ausgebildet, relativ schwächer in den grösseren Arterien als in den mittleren und kleineren, wo sie die der Media übertreffen. Unter Berücksichtigung dieser Anordnung und der embryologischen Befunde hält Bonnet es für richtiger die Einteilung in Intima, Media und Adventitia aufzugeben und nur von einem Endothelrohr und der perithelen Gefässwand zu sprechen. Diese würde die Elastica interna beziehungsweise auch die Längsfaserhaut Remaks und Henles oder gestreifte Lage Koellikers, die Muscularis mit ihren elastischen Lamellen, Elastica externa und Adventitia umfassen.

Schiefferdecker (11) ist mit den Ansichten Bonnets (2) auf Grund eigener Untersuchungen wie derjenigen Grünsteins (Bericht 1895, [104] pag. 90) nicht ganz einverstanden. Auch Schiefferdecker unterscheidet zwei Lagen: das Endothelrohr und Membrana accessoria. Die Elastica interna und externa sowie die elastischen Elemente der Media sind von dem Muskelgewebe dieser nicht abhängig, wohl aber vom Bindegewebe. Die Muskulatur ist für die Media nicht charakteristisch, da sie sowohl in der Intima wie in der Adventitia vorkommt. Schiefferdecker unterscheidet an der Accessoria folgende Schichten. 1. Tunica intima. Bindegewebiges Stratum subendotheliale mit Elastica interna eventuell in zwei Lamellen gespalten mit bindegewebigem Stratum interlamellare. 2. Media aus dem Stratum subelasticum durchzogen von elastischen aus der Media stammenden Fasern. Die Fasern verlaufen längs und quer und sind auch zum Teil schräg und radiär angeordnet. 3. Die Adventitia besteht aus der Elastica externa, einem Stratum elasticum longitudinale und circulare. Die Muscularis wird je nachdem als Muscularis intimae, mediae und adventitiae unterschieden.

Barbieri (12) fand mit Golgis Methode in der Aorta und den A. iliacae und femoral. junger Hunde ein oberflächliches und tieferes den Bahnen der Vasa vasorum folgendes Nervengeflecht, aus dem Fasern mit knopfartigen Enden entspringen. Ganglienzellen wurden nicht gefunden.

Delezenne (15) schliesst aus physiologischen Versuchen, dass in den Gefässwandungen Nerven verlaufen, die auf Druck empfindlich sind.

Della Rovere (30) untersuchte mit Tänzers Methode die elastischen Fasern der Hautvenen in den oberen und unteren Extremitäten von menschlichen Leichen mit normalem Gefässsystem.

Schiefferdecker (31) hat mit Arg. lactic. die Saftlücken in der Intima der Aorta des Menschen und beim Schwein daselbst auch Lymphgefässe nachgewiesen.

Nach Lapinsky (10) beträgt unter normalen Verhältnissen der durchschnittliche Durchmesser der Kapillaren $^6/_8$ oder $^{14}/_{18}$ der allgemeinen Gefässdicke, bei pathologischen Zuständen ist dies Verhältnis gestört.

Hochstetter (101) erinnert (gegen Zumstein) daran, dass er früher sich für die Herkunft der V. spermatica aus dem ventralen Schenkel einer Insel im Urnierenabschnitt der Kardinalvene ausgesprochen hat. Der Annahme Zumsteins, dass die Vv. spermaticae des Menschen aus den Vv. revehentes posteriores der Urniere entstehe, kann er darum nicht beistimmen. Hochstetter bemerkt ferner gegen Zumstein, dass bei jungen Meerschweinchenembryonen die Nierenanlage nicht lateral, sondern ventral zur Kardinalvene liegt.

Parsons und Keith (71) berichten über die Resultate der vom Comité für Sammelforschung der anatomischen Gesellschaft von Grossbritannien und Irland gestellten Frage: der Ursprungsmodus der Zweige der A. iliaca int.

Maurer (24) findet bei den einheimischen Anuren und Urodelen in der ganzen Ausdehnung des Flimmerepithels der Mundhöhle einen subepithelialen Plexus von Blutkapillaren von dem aus zahlreiche Kapillaren in das Epithel eindringen. Maurer nimmt an, dass die Blutgefässe wohl zur Ernährung des Epithels gedient haben und erst später auch für die Respiration in Anspruch genommen werden. Bei Perennibranchiaten und Larven fehlt das Flimmerepithel.

Herz.

Creutzfeld (49) untersuchte an 164 Leichen die Flächenausdehnung der Atrioventrikularklappen mittelst des Präzisionsplanimeters von Goldschmidt. Seine Resultate sind:

I. Die Breite des Herzens übertrifft die Länge während des ganzen Lebens.

Die Herzmaasse nehmen bei beiden Geschlechtern bis zum 35. Jahre zu. Im höheren Alter bleiben die Mittelzahlen für die Herzlänge denen des 35. Jahres entweder gleich oder sinken (beim Weib) etwas, während die Breite zunimmt. Die Maasse des 2. Lebensjahres betragen etwa die Hälfte derjenigen des 35. Jahres.

II. Der Umfang des Ost. venos. dextr. ist in allen Lebensaltern grösser als der des Ost. venos. sin. Der grösste Umfang des rechten Herzens findet sich beim Mann zwischen 50–60, beim Weib zwischen 70—80, für das linke Herz beim Mann zwischen 60 und 70, beim Weib zwischen 40 und 50 Jahren. Bei Zunahme der äusseren Herzmaasse nehmen auch die Um-

fänge der venösen Ostien zu. Die Weite des linken Ostiums a. ventric. kommt bei jüngsten und jüngeren Individuen der des rechten Ost. sehr nahe; bei beiden Geschlechtern ist im Alter von 50—60 Jahren die Weite des linken Ostiums geringer als rechts. Das Verhältnis der Weite zwischen dem rechten und linken Ostium ist im Mittel 100 : 79.

III. Die Tricuspidalis übertrifft die Bicuspidalis in allen Altern an Flächenausdehnung. In der Jugend kommt die erstere der letzteren sehr nahe. Für das männliche Geschlecht ist das Verhältnis im Mittel zwischen rechts und links 1 : 0,831, für das weibliche 1 : 0,860, im reifen Alter 1 : 0,801 bis 1 : 0,811. Die Klappen übertreffen an Flächenausdehnung zu allen Zeiten die Grösse der zu bedeckenden Lumina der Ostien. Für das rechte Herz ist das Verhältnis 1 : 1,454 und 1 : 1,839, für das linke 1 : 1,513 und 1 : 2,219.

Schmidt (66) untersuchte mit der beschleunigten Golgischen Methode die Herznerven in verschiedenen Altersperioden bei verschiedenen Säugern. Die Herznerven versorgen das Peri-, Myo- und Endokard. In den tiefen Schichten des Perikard bilden die Fasern ein dichtes Netz: das perikardiale Geflecht, von dem gesonderte feine Fasern zum Perikardendothel treten um frei unter und zwischen dessen Zellen zu endigen. Im Myokard bilden die Fasern ein zusammenhängendes wirkliches Netz mit wahren Faseranastomosen. Dieses Netz lässt drei Abteilungen unterscheiden: das Grund-, das peri- und intermuskuläre Netz, das erstere aus stärkeren Stämmchen, das zweite aus grösseren, das dritte aus feineren Fasern bestehend. Das Grundnetz breitet sich in den bindegewebigen Scheiden zwischen und parallel zu den Muskelbündeln aus. Das perimuskuläre Netz umspinnt die Muskelbündel, und die Fasern des intermuskulären Netzes verlaufen zwischen den einzelnen Muskelfasern. Anastomosen finden sich selten zwischen den Endfasern der Myokardnerven. Ausserdem verlaufen im Myokard noch gesonderte Nerven für die Coronararterien und -venen und deren Äste. Sie bilden zwei Geflechte, eines in der Muscularis der Gefässe, das andere in der Adventitia. Von ersterem begeben sich feine Fasern zur Intima. Im Vorhofsmyokard sind die Nervenfasern wie in den Kammern angeordnet. Unter dem Endokard der Vorhöfe und der Kammern liegt das Smirnowsche Netz. Ein gleiches Netz findet sich im Endokard (eigentliches endokardiales Netz), von dem einzelne Fasern das subendotheliale Netz bilden, dessen Fasern unter und zwischen den Endothelien endigen. Die Myokardfasern enden mitunter gablig geteilt mit kleinen Verdickungen an den Muskeln. Diese Teilungen entsprechen den früheren Entwickelungsstadien der Nervenendigungen in den quergestreiften Muskeln des Rumpfes. Besondere Endgebilde (Smirnow) finden sich in den binde-

gewebigen Septen des Myokards, die aus Verzweigungen vereinzelter Nervenfasern hervorgehen. Im Myokard der Ventrikel liegen kleine multipolare Ganglienzellen, deren Achsencylinder sich in ein Nervenstämmchen fortsetzt. Die Nervenzellen der ausserhalb des Herzens gelegenen Ganglien sind von einem Fasernetz umflochten, aus welchem mindestens zwei Fasern hervorgehen, die nach verschiedenen Richtungen verlaufen. Aus diesem Fasernetz entspringen auch Nervenfasern zum Myokard.

Dogiel (50) untersuchte die sensiblen Nervenendigungen nach der von ihm modifizierten Ehrlichschen Methylenblaumethode im Epikard und Endokard, den bindegewebigen Scheiden des Myokards, in den Wandungen der Herzgefässe, des Centrum tend., des Diaphragma, Gallenblase, Leberkapsel, Aorta. Er konstatiert überall Endnetze wie Smirnow (Anat. Anz. Bd. X. Nr. 23. pag. 737—749. 1895). Dogiel beschreibt einen Übertritt der Nerven in das Endothel. An den Gefässen finden sich plattenförmige Endnetze in der Intima (grössere Arterien) und den innersten Schichten der Adventitia.

Parsons (5) und Keith (58) berichten nach Untersuchung von 399 Fällen über die Häufigkeit der Kommunikation zwischen dem linken und rechten Vorhof. Eine Kommunikation ist in 26% aller Fälle vorhanden, doch war durch die Anordnung der Klappen ein Durchtritt von Blut ausgeschlossen. Die Öffnung findet sich häufiger beim weiblichen als männlichen Geschlecht und häufig bei Kindern unter einem Jahre (94,4%). Nach dem 20. Jahre persistiert die Öffnung etwa in 25% aller Fälle. Sie liegt im oberen linken Quadranten der Fossa oval. und variiert zwischen 1 und 10 mm.

Chiari (45) beschreibt netzartige Fäden im rechten Vorhof, die er zum Teil als verlagerte Reste der Valvula venosa dextra und des Septum spurium betrachtet, da sie an der Valvula Thebesii und Eustachii bezw. an der Crista terminal. und dem Tubercul. Loweri sich anheften.

Lymphgefässe und Lymphdrüsen.

Teichmann (122) unterscheidet in der Lunge zwei völlig voneinander getrennte Lymphgefässgebiete, das der Pleura und das der Bronchen. In der Pleura findet sich ein oberflächliches Netz von Lymphkapillaren, aus dem perilobuläre und mit einzelnen Klappen versehene, 0,5 mm starke Lymphgefässe entspringen, in deren Maschen die Kapillaren liegen. Sie dringen in die Tiefe und anastomosieren untereinander. Die Bronchen führen nur in der Schleimhaut Lymphgefässe, welche Fortsetzungen derjenigen der Trachea sind. Die Endverzweigungen der Bronchen und die

Alveolen entbehren der Lymphgefässe. Das Perikardium viscerale enthält ein engmaschiges, einschichtiges Netz von klappenlosen, ausgebuchteten Gefässen, von denen Stämmchen die Blutgefässe in den Sulcis begleiten. Der Herzmuskel und Maculae lacteae sind frei von Lymphgefässen. Im Peritonealüberzug der Milz bilden die Lymphkapillaren ein feines einschichtiges Netz, aus dem Stämmchen gegen den Hilus verlaufen. Das Milzparenchym des Menschen besitzt keine Lymphgefässe.

Zwischen den Leberläppchen finden sich Lymphgefässnetze, welche die Interlobularvenen umspinnen und bis zum Stamm der V. portae sich fortsetzen. Die Leberläppchen enthalten keine Lymphgefässe, auch in der Umgebung der Venae hepaticae und centrales fehlen sie. Die oberflächlichen Lymphgefässnetze stehen mit den tieferen durch einzelne Stämmchen oder Gruppen solcher in Verbindung. Die Abflusswege der Lymphe finden sich teils an der Porta gegen die Lymphdrüsen in der Umgebung der Arteria hepatica, teils oberflächlich im Ligamentum suspensorium, coronarium und den Triangularia nach dem Diaphragma, welches sie durchbrechen, um mit dessen Gefässen in die Lymphgefässe der Brusthöhle zu münden. Bei entzündlichen Prozessen schwinden die Lymphgefässe.

Im grossen Netz neugeborener Katzen fand Ranvier (108) neben Lymphgefässen Bildungen, die auf einen Schwund von Lymphgefässen schliessen lassen, nämlich: allseitig geschlossene längliche Bläschen mit oft verlängertem fadenförmigem Ende, und kurze mit Leukocyten und Lymphe gefüllte Blindsäcke, ferner blind endigende, knäuelartig aufgewundene Schläuche. Auch in den Chylusgefässen im Mesenterium von Schweineembryonen erhielt Ranvier ähnliche Befunde.

Sulzer (109) findet wie Schweigger-Seidel-Ludwig in der ventralen Schicht des Zwerchfells spaltförmige, nicht miteinander verbundene Lücken zwischen den radiären Bindegewebsbündeln, ausgekleidet von Epithel und überdeckt von der Grundmembran des Peritoneums. Die gröberen Lymph- und Blutgefässe liegen auf der pleuralen Fläche des Zwerchfells. Im Centrum der radienartig gruppierten Epithelzellen findet sich ein Stoma, welches durch Saftkanäle der Grundmembran des Peritoneums und durch spaltförmige Lücken der radiären Schicht mit den Lymphgefässen in Verbindung steht. Grieskörner werden aus der Bauchhöhle rasch in 5—10 Minuten durch die Lymphgefässe ohne Vermittelung von Leukocyten resorbiert.

Nach Ranvier (117) entstehen die subkutanen Lymphsäcke des Frosches aus einfachen Lymphgefässen durch Knospung, Bildung von Ampullen, Vereinigung dieser indem sie sich erweitern.

Mit Ausnahme der gröberen aus dem Lymphherzen kommenden Gefässe sind alle übrigen als Kapillaren aufzufassen, da ihre Wandungen nur aus Endothelien bestehen.

Hoehl (115) untersuchte mit künstlicher Verdauung durch Pankreassaft die Thymus, Leber, Tonsillen, Knochenmark, Lymphdrüsen, Lymphfollikel des Darmes und Milz von Mensch, Rind, Hund und Katze. Das Bindegewebe der ausgebildeten Lymphdrüsen der lymphatischen Apparate besteht teils aus kollagenen Fasern, teils aus einem zellfreien Reticulum, dessen Bälkchen aus feinsten Fibrillen, die einer homogenen Grundmasse eingelagert sind, zusammengesetzt sind. Die Trabekeln enthalten zu Strängen vereinigte elastische Fasern. An manchen Stellen wie im Lymphsinus sind die Bälkchen von Zellen (Endothelien) bekleidet, an anderen Orten (Leber) entbehren sie dieser Bekleidung.

Nach Retterer (120) schickt das Tonsillenepithel solide Epithelsprossen in die Tiefe (Embryonen von Schwein, Rind, Pferd) welche die Anlagen der Lymphfollikel bilden, indem ihr Epithel sowohl in die Lymphkörper wie in das Reticulum sich umwandelt. Auch bei Erwachsenen findet während des ganzen Lebens dieser Prozess statt.

Dogiel (113) hat mit der Methylenblaumethode die Nerven an den gröberen Lymphgefässen der Penis- und Präputiumhaut des Menschen und die Nerven der feineren Lymphgefässe in der Gallenblase des Hundes und der Katze dargestellt. Die verschieden starken Remakschen Fasern, welche als Stämmchen und feine Einzelfasern an die Lymphgefässe treten, verlaufen mit der Achse der Gefässe parallel und entsenden Fasern, welche um das Gefäss ein Geflecht mit länglichen Maschen bilden. Die feinsten Fasern verbreiten sich in der Muskelschicht. An den Arterien sind diese Geflechte dichter und engmaschiger. An den feinen Lymphgefässen der Gallenblase ist die Verteilung der Nerven dieselbe, ihre Zahl aber geringer und das Geflecht darum weitmaschiger. Manche Nerven der Lymphgefässe sind Abzweigungen der längs der Blutgefässe verlaufenden Nerven. Die Nerven der Lymphgefässe sind vermutlich motorische.

Regaud (118) und Barjon fanden durch Einstichinjektion, dass in den malignen Geschwülsten die ursprünglichen Lymphgefässe schwinden, ohne dass neue entstehen und dass keine Kommunikation der Lymphgefässe mit Krebsalveolen besteht.

Nach Beck (110) sind die grossen Lymphgefässe der Pars reticularis des Präputiums samt den sie umspinnenden Blutgefässen von einer gegemeinsamen aus elastischen Längs- und Querfasern bestehenden Hülle umgeben.

Nach Gerota (114) besteht das von ihm „Über die Lymphgefässe und die Lymphdrüsen der Nabelgegend und der Harnblase. Anat. Anzeiger Bd. 12, Nr. 4 und 5“ beschriebene Gefässnetz des Trigonum vesicae nicht aus Lymph- sondern aus Blutkapillaren. In der Schleimhaut der Harnblase sind weder makroskopische noch mikroskopische Lymphgefässe nachzuweisen. Die vom Verfasser früher beschriebenen Lymphgefässe gehören der Muscularis an, und die vereinzelten Lymphgefässe in der Submukosa des Blasenhalses sind Ausläufer derjenigen der Urethra.

Regaud (119) hat durch interstitielle Injektionen in den Säugetierhoden mit der Osmium-Silbernitratmischung von Renaut auf der Oberfläche der Samenkanälchen eine endothelähnliche Zeichnung hervor gerufen, die jedoch nicht dem Lymphgefässendothel angehört. Die Lymphgefässe des Hodens stellen sich als ein vollkommen geschlossenes, von Endothel begrenztes Kanalsystem dar. Regaud unterscheidet drei Arten der Lymphgefässverteilung im Hoden: 1. ein peritestikuläres (Kaninchen), 2. ein peritestikuläres und perilobuläres (Hund), 3. ein peritestikuläres, perilobuläres und intralobuläres Netz (Widder).

Ranvier (116) studierte die Entwickelung der Lymphdrüsen an Embryonen vom Schwein und Schaf durch Einstichinjektion. Die erste Anlage einer Lymphdrüse wird von einem Netz embryonaler Blutgefässe gebildet und entspricht einem Rindenknoten. Durch Entwickelung des Blutgefässnetzes wird das Lumen des Lymphgefässes verlegt, sodass Vas afferens und efferens an der Drüse in Form von Blindsäcken endigen. Von ersterem sprossen Gefässe in den Blutgefässknoten, die jedoch mit dem V. efferens nicht in Verbindung treten, wenigstens lässt sich dieses nicht von jenem aus injizieren. Die Lymphdrüsenanlage gleicht jetzt einem einfachen Angiom. Indem die Lymphgefässsprossen mit einander konfluieren und ihre Wände einschmelzen, dass nur noch feine Trabekeln zwischen den Blutgefässen erhalten bleiben und zum retikulärem Gewebe werden, entsteht ein Gebilde, vergleichbar einem kavernösen Angiom.

Von den Vasa effer., deren Entwickelung Ranvier nicht verfolgte, vermutet er, dass sie aus dem blindsackförmigen Ende der verlegten Vas eff. hervorsprossen und sich mit der Lymphdrüse vereinigen.

Milz.

Laudenbach (123) demonstrierte die völlig regenerierte Milz eines Hundes, welche sich nach totaler Exstirpation aus einem unscheinbaren Rest von Milzsubstanz regeneriert hatte.

Selinow und Uskow (124) beschäftigen sich mit Untersuchungen über die Beziehungen der Milz zur Zahl der im cirkulierenden Blut des Hundes vorhandenen Leukocyten und finden, dass die Zahlenverhältnisse der verschiedenen Leukocyten im Blute nicht sowohl von der grösseren oder kleineren Zufuhr neuer Elemente zu demselben abhängen, als von der Schnelligkeit, mit der die Formen ineinander übergehen, und von der Lebensdauer der Endform.

Beim Hunde sind drei Formen von Leukocyten zu unterscheiden: 1. junge Elemente, kleine einkernige Leukocyten; 2. grosse Zellen mit grossem, massivem, oft unregelmässigem Kern (reife Elemente); 3. polynukleäre überreife Elemente, zu denen auch die mit stäbchenförmigem Kern versehenen Gebilde gehören. Die Zahl der Leukocyten beträgt im cmm Hundeblut im Mittel gegen 9000.

Unter den genannten Elementen überwiegen die überreifen (80 %), von den jungen finden sich 10—12 % und von den reifen 6—7 %.

Nach Exstirpation der Milz sind die überreifen Elemente vermindert, 73,2 % und ebenso die jungen 10,4 %, während die reifen auf 16 % sich vermehrt haben.

Die Verf. nehmen an, dass die Milz aus dem Blut eine Substanz zurückhält, welche die Umwandlung der Leukocyten hemmt und dass diese Substanz im Blutserum enthalten sei.

Nach Injektion von Serum ist schon nach 24 Stunden das Verhältnis der reifen Elemente zu den überreifen geändert. Die Zahl der ersteren mindert sich etwas nach Injektion von arteriellem Serum und vermehrt sich stark nach Injektion von venösem Serum. Auch venöses Serum entmilzter Hunde bewirkt Vermehrung der reifen Elemente, während das arterielle Serum keine wesentliche Veränderung erzeugt, ja in einem Fall sogar eine kleine Vermehrung der reifen Leukocyten bewirkte. Die hemmende Substanz scheint demnach nach Entmilzung auch in das arterielle Blut in geringer Menge überzugehen. Venöses Serum normaler Tiere, milzlosen Hunden injiziert, veranlasst eine bedeutendere Vermehrung der reifen Elemente. Auch das Blut der Milzvene enthielt grössere Mengen jener Substanz, welche die Umwandlung der reifen Elemente hemmt. Die hemmende Substanz ist wahrscheinlich kein einfacher, sondern aus verschiedenen Stoffwechselprodukten bestehender Körper, der vielleicht durch Zerfall der Leukocyten entsteht.

Nach Koschelew (126) beschleunigt Durchschneidung der Milznerven die Umwandlung der jungen Milzelemente in reife. Stärkere Kontraktion der Milz infolge elektrischer Reizung ihrer Nerven oder ihrer Substanz

vermindert die Zahl der Leukocyten überhaupt und insbesondere die der jungen und reifen Elemente relativ und prozentisch, während die überreifen unverändert und prozentisch sogar vermehrt erscheinen. Ein voller Ausgleich tritt bereits nach einem Tage ein. Kontraktion der Milzgefässe begünstigt den Übergang der reifen Elemente in überreife.

Die von Vincent und Harrison (125) bei verschiedenen Tieren und dem Menschen in der Nierengegend an der Wirbelsäule gefundenen „hämolymphatischen" nicht konstanten Organe haben eine Mittelstellung zwischen Milz und Lymphdrüsen. Sie enthalten Blutsinus, Lymphfollikel und adenoides Gewebe und mögen entweder der Blutbildung oder Blutzerstörung dienen. Bei Knochenfischen findet sich ein den hämolymphatischen Organen ähnliches Gebilde in der Kopfniere.

Schilddrüse.

Streiff (176) stellte durch Modelle, die er nach Serienschnitten der Schilddrüse konstruierte, fest, 1. dass die Drüsensubstanz der Schilddrüse in geschlossenen Follikeln angeordnet ist, die durch feine Bindegewebszüge getrennt sind, 2. dass die meisten dieser Follikel die Gestalt rundlicher, längsovaler oder polyedrischer Bläschen haben, 3. dass ausserdem auch Follikel mit tubulöser Gestalt vorkommen, die aber auch vollkommen geschlossen sind. 4. Manche Bläschen besitzen kleine Ausbuchtungen und grosse Blasen stehen miteinander in offener Verbindung, aber nirgends sind die Follikel zu einem System von Kanälchen verbunden. Die Schilddrüse bildet sich nach Art einer verästelten Drüse, an deren Schläuchen sich Erweiterungen bilden. Diese werden als Bläschen, die nicht erweiterten Stücke der Schläuche als geschlossene Tubuli durch Gefässe und Bindegewebe voneinander getrennt. Da kein Ausführungsgang besteht, so können die Follikel ihren Inhalt nur entleeren, indem dieser vermöge seines Druckes die Wand durchbricht und in die Lymphgefässe übertritt.

Goldberg (161) fand nach Exstirpation der Schilddrüse bei jungen Kaninchen meistens, aber nicht immer, das Längenwachstum des Schädels und der Extremitätenknochen wie das Körperwachstum überhaupt gehemmt. Gewicht und Masse des Gehirns scheinen vermindert, seine Nervenzellen atrophisch und vakuolisiert. In der Haut finden sich trophische Störungen (atrophischer Kretinismus). Die Wachstumsstörungen kommen besonders an Knochen mit knorpeliger Anlage (Schädelbasis, Extremitäten) vor. In den Epiphysen finden sich ähnliche Veränderungen wie bei Rhachitis, Ver-

mehrung der Grundsubstanz, Schrumpfung der Knorpelzellen, Verzerrung ihrer Kapseln, Spaltbildung in der Grundsubstanz.

Die Hypophyse ist fast stets vergrössert, Thymus, Milz, Nebennieren verändert. Eine Beeinflussung der Entwickelung junger Kaninchen durch die Nebenschilddrüsen ist nicht nachweisbar. Da bei jungen Meerschweinchen die nachteiligen Folgen der Schilddrüsenexstirpation ausbleiben und an nicht operierten Kaninchen auch spontan eintreten, scheinen ausser der Operation noch andere Momente mitzuwirken, um jene Störungen zu erzeugen.

Pokrowski (171) untersuchte bei Hunden den Einfluss der Schilddrüsenexstirpation auf die quantitativen Verhältnisse der verschiedenen Leukocytenformen im Blute.

Nach der Operation vermehren sich die Leukocyten beträchtlich. Bei den an Kachexie rasch zu Grunde gegangenen Tieren sind die jungen Elemente vermindert, die reifen stark, die überreifen wenig vermehrt.

Bei zwei Hunden, welche die totale Exstirpation überlebten und bei einem Hund, bei dem nur eine Drüsenhälfte entfernt worden war, trat keine Kachexie ein und das prozentische Verhältnis der verschiedenen Leukocytenformen blieb normal. Drei Hunde, denen längere Zeit oder kurz nach Exstirpation der Milz die Schilddrüse entfernt worden war, endeten in wenigen Tagen an Kachexie. Ihre Leukocyten waren vermehrt, die jungen Formen zeigten eine starke prozentrische Abnahme, die reifen und überreifen eine mässige Zunahme. Implantation normaler Schilddrüse in die Bauchhöhle eines operierten Hundes ergab wegen längerer Eiterung kein sicheres Resultat. Siehe auch Ref. über Selinow und Uskow (124 pag. 420).

Symington (177) fand bei einem Fötus des dreizehigen Faultieres einen mittleren und lateralen Lappen der Schilddrüse, die nicht mit einander in Verbindung stehen. Von einem Ductus thyreoglossus waren keine Spuren vorhanden. Foramen coecum der Zunge fehlte. Die seitlichen Lappen stehen mit der dorsalen Oberfläche in Beziehungen zur Thymus und zu den Glandulae parathyreoideae. Die Bläschen der Schilddrüse haben niedriges Cylinderepithel und enthalten Colloid.

Nach Galeotti (138) regt Injektion stickstoffhaltiger toxischer Substanzen bei der Schildkröte eine stärkere Sekretion der Schilddrüsenepithelien an und zwar sind es zwei verschiedene Sekretstoffe, welche abgeschieden werden.

Schmidt (149) findet am Zungenteil des persistierenden Ductus thyreoglossus zahlreiche Sprossenbildungen.

Diese bestehen 1. aus einem ihnen eignen System von Schleimdrüsen, welche von den oberflächlichen Lagen der Zungendrüsen teils durch ihre tiefe Lage in der Zunge, teils durch das in ihrem Ausführungsgange vorhandene Flimmerepithel, durch die Länge der Ausführungsgänge im Vergleich zu dem wenig entwickelten Drüsenkörper, durch Anordnung letzterer verschieden sind.

2. Seltener fand sich ein System weiter, verzweigter schlauchartiger Kanäle (Bochdalekscher Schläuche), die gegen die Zungenoberfläche zu kurzen kavernösen Räumen sich mitunter entwickeln.

Ferner sah Schmidt aus der Sprossung des Ductus thyreoglossus Schilddrüsengewebe hervorgehen. Bemerkenswert ist die Entwickelung des Schilddrüsengewebes aus demjenigen von Schleimdrüsen.

Platt (146) vermutet, dass die Schilddrüse und die Supraperikardialkörper modifizierte Organe sind, die ursprünglich zu dem Pronephrossystem gehörten..

Thymus.

Nach Farret (135) sind die Funktionen der Thymus wesentlich nutritive. Ihre Entwickelung korrespondiert dem Alter des Individuums, Gewicht und Umfang variieren nach dem Alter und Gewicht des Kindes.

Nach Sultan (150) treten bei der Involution der Thymus sowohl in der Peripherie wie im Centrum der Läppchen epithelioide Zellen auf, welche sowohl das wuchernde Endothel kleiner Gefässe und Kapillaren, wie das adventitielle Gewebe liefern und später in Fettzellen sich umwandeln. Später werden die Lymphzellen ganz von Spindelzellen verdrängt und es bilden sich epithelioide Zellgruppen.

Nebendrüsen der Schilddrüse.

Kohn (141) ergänzt seine früheren an der Katze angestellten Untersuchungen durch neue am Kaninchen. Er gelangt zu folgenden Resultaten.

1. Das Kaninchen besitzt ein paariges, äusseres Epithelkörperchen, das bei jungen Tieren meist ventral von der Carotis liegt oder den lateralen Umkreis derselben, soweit sie längs der Schilddrüse verläuft, umfasst; seine Lage an der Carotis behält es wohl bei, liegt später aber mehr distalwärts an der Schilddrüse, ungefähr im Niveau ihrer aboralen Seite. In diesem Epithelkörperchen kommen häufiger bei jungen als bei älteren Individuen Hohlräume vor, die mit kubischem Epithel ausgekleidet sind, aber keinen kolloiden Inhalt einschliessen. Die Epithelkörperchen

sind Organe sui generis, ihr Bau ist ein bleibender, sie differenzieren sich überhaupt nicht weiter, auch nicht zu Schilddrüsengewebe.

2. Innerhalb eines jeden Seitenlappens der Kaninchenschilddrüse, der medialen Begrenzungsfläche näher gelegen, findet sich ein von verschiedenartigem Epithel (platten, kubischem, cylindrischem Flimmerepithel) ausgekleideter, weiter, gangartiger Hohlraum — „Centralkanal der Schilddrüse“. Er ist regelmässig bei jungen und alten Tieren vorhanden. Mit dem Wachstum der Tiere nimmt seine Ausdehnung zu. In seinem Lumen finden sich Reste seiner zelligen Auskleidung.

3. In der Nachbarschaft dieses Ganges lässt sich auffälliger beim erwachsenen als beim jungen Kaninchen ein inneres Epithelkörperchen nachweisen, welches stellenweise in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Epithel des Ganges steht und hie und da kontinuierlich in typisches Schilddrüsengewebe übergeht. Es ist aber trotzdem seiner Hauptmasse nach als ein vom umgebenden Schilddrüsengewebe durch seinen eigenartigen Bau verschiedenes und — beim erwachsenen Tier — durch eine grössere Bindegewebsanhäufung deutlich abgegrenztes besonderes Gebilde leicht zu unterscheiden.

4. Sowohl im Epithel des Epithelkörperchens, des inneren wie des äusseren, als auch in dem des Ganges findet bei jungen Tieren lebhafte Neubildung durch Karyokinese statt.

5. In der Nähe des äusseren Epithelkörperchens, manchmal mit ihm verwachsen, kommen beim Kaninchen isolierte Thymusläppchen, aber scheinbar nicht konstant vor.

6. Der Kaninchenschilddrüse kommt ein eigener aus quergestreiften Fasern gebildeter Muskel zu. Er entspringt von der lateralen Fläche des Ringknorpels und zieht lateral- und dorsalwärts an die mediale Fläche der Schilddrüse, wo er sich im Bindegewebe daselbst, wie im interlobulären Bindegewebe und mit feinen Fäserchen auch intralobulär zwischen den Schilddrüsenfollikeln inseriert.

Verdun (151) findet bei der Katze sowohl an der Oberfläche wie im Innern der Schilddrüse Cysten in Verbindung mit den Nebendrüsen der Schilddrüse, zum Teil in der Medullarsubstanz der accessorischen Thymusläppchen und ausgekleidet von plattem oder kubischem Epithel. Diese Cysten vergrössern sich und bringen das Thymusgewebe zum Schwund. Andere mit Flimmerepithel ausgekleidete Cysten stehen mit einem oder mehreren Drüsenläppchen in inniger Beziehung.

Prenant (147) findet in der Halsgegend von Embryonen der Blindschleiche und erwachsener Tiere 1. eine mediane, unpaarige, zweilappige „glande thyroide principale“; 2. drei paarige Organe (dérivés branchiaux)

a) Glandule thymique, wahrscheinlich Produkt der dritten Kiementasche,

b) die Thymus, die aus der Wand der Glandula thymique entsteht,

c) die Glande thyroide laterale, aus einer Umwandlung der vierten Kiementasche entstanden, anfangs paarig und beiderseits, später nur links vorhanden.

Die Thymus entwickelt sich bei Anguis indirekt durch Vermittelung der Glandule thymique, welche direkt aus der genannten Tasche entsteht. Bei Säugern geht umgekehrt die Glandule thymique aus der Thymus hervor. Bei Säugern ebenso wie bei Anguis entsteht aus der dritten Kiementasche die Thymus und die Glandule thymique. Die vierte Kiementasche liefert bei Säugern die Thyroïde laterale und bildet durch Sprossung die Glandule thyroïdienne. Die Thyroïde laterale schwindet. Bei Anguis hat die Thyroïde laterale durch Sprossung eine Glandule thyroïdienne gebildet.

Simon (173) studierte die Entwickelung der Nebendrüsen der Schilddrüse an Säugetierembryonen.

Die Glandule thyroïdienne (inneres Epithelkörperchen) entsteht aus einem entodermalen Divertikel der vierten Kiementasche, ohne sich mit der medialen Anlage der Schilddrüse zu verbinden. Sie stammt von der lateralen Anlage der Glandule thyroïde, die Gland. thymique von der dritten Kiementasche. Die Glandule thyroïdienne schwindet (entgegen Kohn) bei Nagern vollständig. Bei Wiederkäuern und Fleischfressern scheint sie zu persistieren.

Die Glandule thymique (äusseres Epithelkörperchen) überdauert die Thymus (Nager und Fleischfresser). Glandule thyroïdienne und Gl. thymique besitzen nicht die Struktur der embryonalen Schilddrüse.

Nach Verdun (151) wird bei der Katze jede Thyreoidea von einem accessorischen Thymusläppchen (Thymus accessoire externe und interne) begleitet. Die Katze besitzt zwei Glandules thyrioidiennes jederseits (eine äussere, Gl. parathyrioidienne, Gl. thymique) und eine innere (Gl. intrathyrioidienne). Die Thymusmassen erhalten sich ganz oder teilweise auch nach der Geburt.

Nicolas (169) erwähnt neben Epithelkörpern und Thymusläppchen das Vorkommen bläschen- oder gangartiger Hohlräume in den Nebenorganen der Schilddrüse. Bei jungen Kaninchen findet sich neben dem inneren Epithelkörper ein Kanal von ähnlichen Verhältnissen wie der von Kohn erwähnte Centralkanal. Mit Epithel ausgekleidete Hohlräume kommen bei der Katze an drei Stellen vor. 1. In der Nähe der Glandula parathyreoidea ext. ein Thymusknoten, der fünf Bläschen enthält,

die mit verschiedenem Epithel (Flimmerepithel, kubisches Epithel, Cylinderepithel) ausgekleidet sind. 2. Ähnliche Hohlräume liegen in der Nähe des inneren Epithelkörperchens; 3. in dessen Substanz. Nicolas betrachtet diese Bildungen als Teile des von Simon bei Embryonen als Canalis thyreopharyngeus beschriebenen Kanals, der aus der seitlichen Anlage der Schilddrüse und vielleicht der Thymus hervorging. Weiter bemerkt Nicolas, dass die beschriebenen Hohlräume Reste der kanalartigen Anlagen der lateralen Schilddrüse und der Thymus sind. Flimmerzellen fehlen während der Entwickelung in diesen Anlagen; sie treten erst später auf.

Nach Soulié und Verdun (175), welche die Entwickelung der medianen Schilddrüse bei Kaninchen, Maulwurf, Katze und Menschen verfolgten, entwickelt sich die mediane Schilddrüse aus einem einzigen epithelialen Höcker des Pharynx (champ mesobranchial) bald als eine solide (Kätzchen), bald als eine hohle Anlage (Maulwurf, Katze, Mensch). Sobald sich dieser Höcker von der Wand des Pharynx löst, stellt er einen soliden epithelialen, an der Oberfläche gelappten Körper dar. Diese mittlere Schilddrüsenanlage wächst gegen den Bulbus Aortae, Gefässe dringen dann in sie ein und die Anlage legt sich mit ihrem verdickten vorderen Fortsatze in den Teilungswinkel der Aorta.

Tourneux und Verdun (178) berichten über die Entwickelung der Nebendrüsen der Schilddrüse bei Menschen. Bezüglich der Schilddrüse teilen sie mit, dass die mediane Drüse aus dem medianen Wulst (bourgeon) des buccopharyngealen Epithels hervorgeht. Später trennt sich diese ausgehöhlte, oberflächlich gelappte Anlage von ihrem Stiel. Die centrale Höhle schwindet. Die Anlage liegt an der Teilung der Aorta. Bei älteren Embryonen erscheint die solide mittlere Partie der Schilddrüse in ein Netz anastomosierender Stränge umgewandeit.

Die seitlichen Schilddrüsen bilden sich an der vorderen ventralen Wand der 4. Kiementaschen, wo die dorsale Wand die Glandules thyroidiennes bildet. Bei 18 mm langen Embryonen sind die Hörner der mittleren Schilddrüse mit den seitlichen hinten verbunden (definitive Schilddrüse).

Bei der Katze entwickelt sich nach Verdun die definitive Schilddrüse ausschliesslich aus der mittleren Anlage.

Nebennieren.

Vincent (202) untersuchte Myxine glutinosa, Petromyzon und Ammocoetes. Nebennieren sind bei Cyclostomen nicht deutlich nachweisbar. Der von

Joh. Müller als Nebenniere, und später als Thymus aufgefasste Körper der sich bei Myxine und Bedellostoma findet, dem Petromyzon jedoch fehlt, ist die Vorniere. Dass die Vorniere der Cyslostomen der Nebenniere der Gnathostomen homolog sei, lässt sich bis jetzt ebensowenig beweisen, wie der Nachweis zu liefern ist, dass zwischen den Nebennieren der Wirbeltiere und den Nieren Beziehungen bestehen. Die Verfasser sind der Ansicht von Mihálkowics nicht abgeneigt, welcher Nebennierenrinde vom Keimepithel abstammen lässt. Wollte man mit Dohrn und Lancester die Cyclostomen als entartete Formen betrachten, so könnte man die Rathkeschen Körper als entartete Nebennieren oder als Thymusreste betrachten, da sie bei jungen Individuen stärker als bei Erwachsenen entwickelt sind.

Verfasser nehmen vorläufig an, dass die Nebennieren zuerst bei Fischen auftreten und sich in der Tierreihe aufsteigend weiter entwickeln. Ein oder beide Substanzen der Nebenniere scheinen bei allen Wirbeltieren vielleicht mit Ausnahme der Cyclostomen und Dipnoern vorhanden.

Pettit (189) giebt die Resultate vergleichend-anatomischer Untersuchungen der Vertebratennebenniere. Betreffs der Säuger konstatiert er eine grosse Übereinstimmung. Die Nebenniere zeichnet sich sowohl durch starke Vaskularisation und Innervation aus. Inkonstant sind die Beziehungen der Nebenniere zur Niere, dagegen bestehen solche zur Vena cava.

Die Nebenniere der Vögel, von denen Repräsentanten der verschiedensten Gruppen untersucht wurden, stimmt im Bau mit den Nebennieren der Säuger überein, wenn sie auch in einigen Punkten abweicht und sich dadurch der Reptiliennebenniere nähert. Die Nebenniere der Vögel steht ebenfalls mit der Vena cava in näherer Beziehung. Beziehungen der Nebenniere zu den Geschlechtsdrüsen, welche die Nebenniere bedecken, weisen auf eine ontogenetische Abstammung ersterer vom Keimepithel hin. Diese Verhältnisse gelten auch für die Reptilien und Amphibien. Für letztere ist eigentümlich die Zerstreuung der Nebenniere in einzelnen Stückchen auf die Oberfläche der Vena ren. eff.

Die Nebennieren der Dipnoer bilden ein Bindeglied zwischen Teleostiern und Batrachiern.

Über die Ganoiden hat Verf. keine Untersuchungen angestellt.

Bei den Selachiern finden sich zwei verschiedene Organe in naher Beziehung zu den grossen Gefässen des Abdomens: 1. Eine Reihe segmental angeordneter suprarenaler Körper und 2. ein intrarenaler Körper, welcher der Aorta aufliegt. Erstere, welche auch den Geschlechtsorganen benachbart sind, hält er für die Homologa der Nebenniere der Säuger.

Für die Cyclostomen ist es dem Verf. noch fraglich, ob eigentümliche Drüsen, die hinter den Kiemen auf beiden Seiten des Herzens in naher Berührung mit Aorta und V. cava sich finden, den Nebennieren der Säuger gleichwertig sind.

Von Teleostiern beschäftigte Verf. sich besonders mit dem Aal. Hier besteht das Organ aus secernierenden Schläuchen. Verf. hat auch durch Versuche dies erwiesen (Ausschaltung einer Nebenniere, Vergiftung mit Curare und Pilokarpin). Die Nebenniere der Teleostier ist homolog dem gleichen Organ der Säuger und steht als geschlossene Drüse der Schilddrüse am nächsten.

Nach Huot (193) liegen die Capsules surrénales bei Embryonen von Lophobranchiern auf der ventralen Seite der Niere etwa in der Höhe der Analöffnung. Sie sind geschlossene Bläschen. In der genannten Gegend finden sich jene Organe bei erwachsenen Syngnathiden, bei den Hippocampinen aber verschieden tief im Nierengewebe. Im Bau gleicht den Capsules surrénales der Lophobranchier der interrenale Körper des jungen Acanthias vulg., dessen paarige Capsules surrénales dagegen von diesem verschieden sind. Mit den sympathischen Ganglien stehen die suprarenalen Körper nur in topographischer Beziehung. Weiter macht Verf. Angaben über das uropoëtische System der Lophobranchier.

Das lymphoide Gewebe, welches rechterseits die Aorta umgiebt, homologisiert Verf. 1. mit den Zellmassen, die sich bei den „Rhipnoiques" auf der Dorsalseite der Nieren finden, 2. mit Haufen lymphoider Zellen, die in der Teleostierniere vorkommen. Es sind diese jedoch weder mit dem interrenalen noch dem suprarenalen Körper der Elasmobranchier zu vergleichen.

Vincent (194—208) teilt in einer Reihe von Arbeiten seine Untersuchungen über die Nebennieren der Fische (Elasmobranchier, Holocephalen, Ganoiden, Teleostier und Dipnoër) mit.

Suprarenale Körper finden sich bei allen Elasmobranchiern, Holocephalen, Ganoiden und Teleostiern, wahrscheinlich auch bei den Dipnoërn. Bei den Elasmobranchiern ist ein intrarenaler Körper vollständig von den segmental angeordneten paarigen suprarenalen Körpern getrennt. Die intrarenalen zerstreuten gelben Körper des Störs entsprechen den wirklichen suprarenalen Körpern der Ganoiden und sind den interrenalen Körpern der Elasmobranchier wie den suprarenalen Körpern der Teleostier homolog. Letztere, meist doppelt vorhanden, liegen auf der dorsalen oder ventralen Oberfläche der Nieren meist nahe deren hinterem Ende.

Der interrenale Körper der Elasmobranchier besteht aus Alveolen, unter deren grosskernigen Zellen sich Halbmonde ähnlich denen der Schleim-

drüsen finden. Dem Bau nach bietet der interrenale Körper der Elasmobranchier viel Übereinstimmendes mit der Rinde der Säugetiernebenniere und den Zellsäulen der Nebennierenrinde von Amphibien und Reptilien. Ein Unterschied zwischen Rinde und Mark besteht bei den segmentalen Suprarenalkörpern der Elasmobranchier nicht. Die Alveolen sind nicht deutlich begrenzt, die Zellgrenzen undeutlich. Mitunter finden sich verzweigte Pigmentzellen.

Die Verschiedenheiten im Bau der suprarenalen und interrenalen Körper der Elasmobranchier weisen sowohl auf morphologische wie physiologische Verschiedenheiten hin. Die Beziehungen der suprarenalen Körper zum Sympathicus scheinen weniger wichtig als diejenigen zum Gefässsystem.

Bei den Ganoiden (Accipenser) stimmen die suprarenalen Körper im Bau der Alveolen und Zellen mit dem interrenalen Körper der Elasmobranchier und dem suprarenalen der Teleostier überein. Es sind secernierende Drüsen wie die Nebenniere der Säuger.

Die segmentalpaarigen Suprarenalkörper, wenn sie auch secernieren, sind doch wahrscheinlich in ihrer Funktion verschieden von den zuletzt genannten. — Die Kopfniere, die alle Teleostier und Ganoiden (ausgenommen Lophius, Dactylopterus, Fierasfer, Orthagoriscus mola, Mola mediterranea und sämtliche Macrurida) besitzen, ist ein lymphoides Organ mit blutzerstörender Funktion. Sie ist eine Anhäufung des adenoiden Gewebes, welches in der Niere zwischen den Drüsenschläuchen und den Malpighischen Körpern sich findet. Zwischen Nebenniere und Kopfniere bestehen also weder anatomische noch physiologische Beziehungen.

Weder nach der Genese noch nach der Struktur ist die Nebenniere nervöser Natur. Sie ist bei den Säugern eine innere secernierende Drüse, deren beide Teile aus den interrenalen und suprarenalen Körpern der Elasmobranchier, die ebenfalls eine secernierende Drüse sind, hervorgingen.

Die interrenalen Körper der Elasmobranchier, die suprarenalen der Teleostier und die Rinde der Säugetiernebenniere sind ihrem Bau nach homologe Gebilde, während die Marksubstanz der Säugetiernebenniere den segmentalen paarigen Suprarenalkörpern der Elasmobranchier entspricht und bei den Teleostiern kein Homologon hat. Auch durch physiologische Versuche war der Verfasser bemüht seine Ansicht zu begründen.

IX.

Zellteilung.

Von

Fr. Meves, Kiel.

Mit 2 Abbildungen im Text.

Litteratur
(von Ende September 1897 bis Ende August 1899).

(Die mit einem * bezeichneten Arbeiten sind mir nicht zugänglich gewesen.)

1. *Apáthy, St., Über neue Untersuchungsobjekte mit geringer Chromosomenzahl. Sitz.-Ber. d. med.-nat. Sekt. Siebenbürg. Mus.-Ver. Jahrg. 22. Bd. 19. 1897.
2. Ballowitz, E., Zur Entstehung des Zwischenkörpers. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
3. Derselbe, Zur Kenntnis der Zellsphäre. Eine Zellenstudie am Salpenepithel. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1898.
4. Derselbe, Über Ringkerne, ihre Entstehung und Vermehrung. Biol. Centralbl. Bd. 18. 1898.
5. Behrens, G., Die Reifung und Befruchtung des Forelleneies. Anat. Hefte. Abt. 1. Bd. 10. 1898.
6. Belajeff, W., Einige Streitfragen in den Untersuchungen über die Karyokinese. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 15. 1897.
7. Derselbe, Über die Reduktionsteilung des Pflanzenkernes. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 16. 1898.
8. Derselbe, Über die Cilienbildner in den spermatogenen Zellen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 16. 1898.
9. Benda, C., Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verhandl. d. physiol. Gesellschaft in Berlin. Jahrg. 1898/99.

9a. *Blackman, V. H., On the cytological features of fertilization and related phenomena in Pinus sylvestris. Phil. trans. of the Royal Soc. of London. 1898.

10. Blanc, H., A propos de la fécondation de l'oeuf de la truite. Bibliogr. anatomique. Tom. 6. 1898.
11. Borgert, A., Beiträge zur Kenntnis des in Sticholonche zanclea und Acanthometriden-

arten vorkommenden Parasiten (Spiralkörper Fol, Amoebophrya Köppen). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63. 1897.
12. Bouin, M., Contribution à l'étude du noyau des levures. Arch. d'anat. micr. Tom. 1. 1898.
13. Bouin, P., Études sur l'évolution normale et l'involution du tube séminifère. Première et deuxième partie. Arch. d'anat. micr. Tom. 1. 1897.
14. Bouin, M. und Bouin, P., Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées. Bibliogr. anatomique. Ann. 1898.
15. Dieselben, Sur le développement de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées et en particulier sur l'évolution des formations ergastoplasmiques. Arch. d'anat. micr. Tom. 2. 1899.
16. De Bruyne, C., Les „Cellules doubles" (Communication préliminaire). Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1897.
17. Derselbe, De la signification physiologique de l'Amitose. Compt. rend. de l'assoc. des anatom. 1899.
18. Derselbe, Contribution à l'étude physiologique de l'Amitose. Livre jubilaire dédié à Ch. Van Bambeke, Bruxelles, 1899.
19. *Buscalioni, L., Ricerche sulla moltiplicazione nucleare. Giorn. R. Accad. med. Torino. Ann. 60. 1897.
20. Calkins, G. N., Chromatinreduction and Tetradformation in Pteridophytes. Bull. Torrey Botanical Club. Vol. 24. 1897.
21. Derselbe, The phylogenetic significance of certain Protozoan nuclei. Ann. N. Y. Acad. Sc. Vol. 11. 1898.
22. Derselbe, Mitosis in Noctiluca miliaris and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa. Privately printed. 1898.
23. Carnoy, J. B. et Lebrun, H., La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La cellule. Tom. 16. 1899.
24. Caullery, M. und Mesnil, F., Sur un sporozoaire aberrant (Siedleckia n. g.). Compt. rend. de la Soc. de Biologie. 1898.
25. Cavara, F., Intorno ad alcune strutture nucleari. Att. del R. Istitut. Bot. del l' Univers. di Pavia. 1898.
26. Derselbe, Brevi osservazioni alla critica mossa al mio lavoro „Intorno al alcune strutture nucleari" dal Signor Dott. B. Longo colla nota „Esiste cromatolisi nei nuclei vegetali". Firenze 1898.
27. Chatin, J., Contribution à l'étude de la division cellulaire directe ou amitotique; ses anomalies, sa valeur fonctionelle. Compt. rend. hebd. Acad. Soc. Paris. Tom. 126. 1898.
28. Child, C. M., The Maturation and Fertilization of the Egg of Arenicola marina. Trans. N. Y. Acad. Sc. Vol. 26. 1898.
29. Conklin, E. G., The Relation of Nuclei and Cytoplasm in the intestinal Cells of Land Isopods.
30. Derselbe, The Asters in Fertilization and Cleavage. Science. N. S. Vol. 7. 1898.
31. Czermak, N., Über die Desintegration und die Reintegration des Kernkörperchens bei der Karyokinese. Anat. Anz. Bd. 15. 1899.
32. Dangeard, P. A., Mémoire sur les Chlamydomonadinées ou l'Histoire d'une cellule. Le Botaniste. Sér. 6. Fasc. 2—6. 1899. (War mir leider nicht mehr rechtzeitig zugänglich; enthält in Kap. 2 einen allgemeinen „essai sur la karyokinèse"; wird event. später besprochen werden.)
33. Debski, Br., Weitere Beobachtungen an Chara fragilis Desv. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 32. 1898.



34. Doflein, F., Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. I. Kentrochona Nebaliae Rompel. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 10. 1897.
35. Doflein, F., Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. II. Kentrochonopsis multipara n. g. n. sp., ein Infusor mit multipler Knospung. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 10. 1897.
36. Derselbe, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Über Myxosporidien. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 11. 1898.
37. Eisen, G., The Chromoplasts and the Chromioles. Biol. Centralbl. Bd. 19. 1899.
38. Eismond, J, Sur la structure des chromosomes. Croquis cytologique. Bibliogr. anat. 1898.
39. Derselbe, Sur l'état plurinucléaire des cellules en général et des cellules-oeufs en particulier (Esquisse cytologique). Bibliogr. anat. 1898.
40. Erlanger, R. v., De la provenance du corpuscule central (centrosome) dans la fécondation. Arch. d'anat. micr. Tom. 1. 1897.
41. Derselbe, Zur Kenntnis der Zell- und Kernteilung. I. Über die Spindelbildung in den Zellen der Cephalopodenkeimscheibe. Biol. Centralbl. Bd. 17. 1897.
42. Derselbe, Zur Kenntnis der Zell- und Kernteilung. II. Über die Befruchtung und erste Teilung des Seeigel-Eies. Biol. Centralbl. Bd. 18. 1898.
43. Farmer, Bretland, J. and Williams, J. Ll., Contributions to our knowledge of the Fucaceae: their Life-History and Cytology. Philos. Transact. of the Royal Society of London. Vol. 190. 1898.
44. Fischel, A., Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. (Fortsetzung.) Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 7. 1898.
45. Derselbe, Über vitale Färbung von Echinodermeneiern während ihrer Entwickelung. Anat. Hefte. Bd. 11. 1899.
46. Fischer, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Kritische Untersuchungen über Technik und Theorie in der neueren Zellforschung. Jena 1899.
47. Flemming, W., Über die Chromosomenzahl beim Menschen. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
48. Francotte, P., Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades. Mémoir. cour., publiés par l'Acad. des sciences de Belgique. 1897.
49. Fulmer, E. L., Cell Divisions in Pine Seedlings. Bot. Gazette. Vol. 26. 1898.
50. Fürst, E., Über Centrosomen bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52. 1898.
51. Gerasimoff, J. J., Über ein Verfahren kernlose Zellen zu erhalten. (Zur Physiologie der Zelle.) Moskau 1896.
52. Grégoire, V., Les cinèses polliniques chez les Liliacées. Bot. Centralbl. Bd. 78. 1899 (vorläufige Mitteilung) und La cellule. T. 16. 1899.
53. Grüttner, A., Über die Erzeugung kernloser Zellen und über das Verhalten von in Teilung begriffenen Zellen gegenüber anästhetisch wirkenden Mitteln. Diss. Erlangen 1897.
54. Guignard, L., Les centrosomes chez les Végétaux. Compt. rend. des séanc. de l'Acad. Tom. 125. 1897.
55. Derselbe, Les centres cinétiques chez les Végétaux. Ann. des scienc. nat. Botan. Sér. 8. Tom. 5. 1898.
56. Derselbe, Sur la formation du pollen et la réduction chromatique dans le Naias maior. Compt. rend. des séanc. de l'Acad. Tom. 128. 1899.
57. Derselbe, Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le Naias maior. Arch. d'anat. micr. Tom. 2. 1899.
58. Haecker, V., Über weitere Übereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen. Die Keim-Mutterzellen. Biol. Centralbl. Bd. 27. 1897.

59. Derselbe, Über vorbereitende Teilungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen. Verhandl. d. deutsch. zool. Gesellsch. 1898.
60. Derselbe, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899.
61. Hansemann, D., Über den Einfluss des Winterschlafes auf die Zellteilung. Verhandl. d. physiol. Ges. in Berlin. 1898.
62. Hartog, M. M., Reduktionsteilung und die Funktion des Chromatins. Biol. Centralbl. Bd. 18. 1898.
63. Heidenhain, M., Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. Anat. Anz. Bd. 16. 1899.
64. Henry, A., Phénomènes de bourgeonnement nucléaire dégénératif dans l'ostéosarcome. Bibliographie anatom. Tom. 6. 1898.
65. Hertwig, R., Über Karyokinese bei Actinosphaerium. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. München 1897.
66. Derselbe, Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abhandl. d. k. bayer. Akad. d. Wiss. II. Kl. Bd. 29. Abt. 3. 1898.
67. Hirasé, S., Études sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba (sécond mémoire). Journ. of the Coll. of Science. Imp. Univ. Tokyo. Vol. 12. 1898.
68. His, W., Über Zellen- und Syncytienbildung. Studien am Salmonidenkeim. Abhandl. d. math.-phys. Kl. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. 24. 1898.
69. Hoffmann. R. W., Über Zellplatten und Zellplattenrudimente. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63. 1898.
70. Hoyer, H., Über das Verhalten der Kerne bei Konjugation des Infusors Colpidium Colpoda St. Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie (vorl. Mitt.) und Arch. f. mikr. Anat. Bd. 57. 1899.
71. Houssay, Fr., Le rôle des phénomènes osmotiques dans la division cellulaire et les débuts de la mitose. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
72. Janssens, Fr. A. und Leblanc, A., Recherches cytologiques sur la cellule de levure. La cellule. Tom. 14 1898.
73. Ikeno, S., Untersuchungen über die Entwickelung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei Cycas revoluta. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32. 1898.
74. *Jolly, J., Sur la karyokinèse des cellules granuleuses dans la moelle osseuse des Mammifères adultes. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Tom. 5. 1898.
75. *Derselbe, Sur la karyokinèse des cellules granuleuses dans la moelle osseuse de l'homme. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Tom. 6.
76. Ishikawa, C., Further observations on the nuclear division of Noctiluca. Journ. Sci. Coll. Imp. Univ. Tokyo. Vol. 12. 1899.
77. Juel, H. O., Die Kernteilungen in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 32. 1898.
78. *Karpoff, W., Sur la division directe du noyau. Ann. de l'inst. agronom. de Moscou. Ann. 5.
79. Kostanecki. K. v, Die Befruchtung des Eies von Myzostoma glabrum. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51. 1898.
80. *Lauterborn, R., Kern- und Zellteilung von Ceratium hirundinella O. F. M. Heidelberg 1897.
81. Lavdowsky, M. und Tischutkin, N., Von den Beziehungen der Dotterelemente zu den Keimblätterzellen. Biol. Centralbl. Bd. 19. 1899.
82. Lawson, A. A., Some observations on the Development of the karyokinetic Spindle in the Pollen-Mother-Cells of Cobaea scandens. Proc. of the Californ. Acad. of Scienc. 1898.
83. Lee, A. Bolles, Les „Sphères attractives" et le Nebenkern des Pulmonés. Réponse à certaines objections. La cellule. Tom. 16. 1898.

84. *Lefevre, G., Origin of the Cleavage Centrosomas. Amer. Naturalist. Vol. 32. 1898.
85. Léger, L., Sur la morphologie et de développement des microgamètes des Coccidies. Arch. de Zool. expérim. Notes et Revue. 1898.
86. v. Lenhossék, M., Untersuchungen über Spermatogenese Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51. 1898.
87. Levi, G., Sulla cariocinesi delle cellule nervose. Riv. di patolog. nerv. e ment. Vol. 3. 1898.
88. Lillie, Frank R., On the Origin of the Centers of the First Cleavage Spindle in Unio. Report of the meeting of the American Morphologists in Boston in Science. Vol. 5. 1897.
89. Derselbe, Centrosoma and Sphere in the Egg of Unio. Zoölogical Bulletin. Vol. 1. 1898.
90. Longo, B., Esiste cromatolisi nei nuclei normali vegetali. Rend. della R. Acad. dei Lincei, Cl. d. sc. fis. mat. e nat. Vol. 7. 1898 u. Annuario del R. Ist. Bot. di Roma. Vol. 7. 1898.
91. Derselbe, Ancora su la pretesa „cromatolisi" nel nuclei normali vegetali. Riposta al prof. dott. F. Cavara. Ann. del R. Ist. Bot. di Roma. 1898.
92. Lukjanow, S. M., Contribution à l'étude de la spermatogénèse chez la souris blanche. Arch. des Sciences Biol. Tom. 6. 1898.
93. Marwedel, G., Die morphologischen Veränderungen der Knochenmarkszellen bei der eiterigen Entzündung. Beiträge z. pathol. Anatomie u. z. allgem. Pathologie. Bd. 22. 1898.
94. Maximow, A., Zur Kenntnis des feineren Baues der Kaninchenplacenta. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51. 1897.
95. Mead, A. D., The Origin of the Egg-Centrosomes Journ. of Morphologie. Vol. 12. 1897.
96. Derselbe, The Centrosomes in the Annelid Egg. Science, N. S. Vol. 5. 1897.
97. Derselbe, The Origin and Behavior of the Centrosomes in the Annelid Egg. Journ. of Morph. Vol. 14 1898.
98. Mitzkewitsch, L., Über die Kernteilung bei Spirogyra. Flora. Bd. 85. 1898.
99. Montgomery jr., Thos. H., The Spermatogenesis in Pentatoma up to the Formation of the Spermatid. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 12. 1898.
100. Derselbe, Chromatin Reduction in the Hemiptera: a Correction. Zool. Anz Bd. 22. 1899.
101. Motta Coco, A., Contributo sulla produzione dei globuli rossi nel sangue circolante embrionale. Gazz. degli Ospedali e delle Cliniche. Ann. 1898.
102. Mottier, D. M., Über das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. 31. 1897.
103. Derselbe, Das Centrosom bei Dictyota. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Jahrg. 16. 1898.
104. Murray, J. A., Contributions to a knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata-Helix and Arion. Zoolog. Jahrb. Abteilg. f. Anatom. u. Ontog. Bd. 11. 1898.
105. Nauwerck, C., Amitotische Kernteilung der Leberzellen, Lymphbahnen und Ikterus. Anat. Anz. Bd. 15. 1899.
106. Němec, B., Über die Ausbildung der achromatischen Kernteilungsfigur im vegetativen und Fortpflanzungsgewebe der höheren Pflanzen. Bot. Centralbl. Bd. 74. 1898.
107. Derselbe, Über abnorme Kernteilungen in der Wurzelspitze von Allium cepa. Sitz.-Berichte d. k. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Kl. Jahrg. 1898.
108. Derselbe, Über die Centrosomen der tierischen Zellen und die homodynamen Organe bei den Pflanzen. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.

109. Derselbe, Über die karyokinetische Kernteilung in der Wurzelspitze von Allium cepa. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 33. 1898.
110. Derselbe, Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Botan. Centralblatt. Bd. 77. 1899.
111. *Derselbe, Über Zellkern und Zellteilung bei Solanum tuberosum. Flora.
112. Obst, P., Untersuchungen über das Verhalten der Nukleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoïden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 66. 1899.
113. Paulmier, F. C., Chromatin Reduction in the Hemiptera. Anat. Anzeiger. Bd. 14. 1898.
114. Plate, L., Über regenerative Mitosen, Degenerationserscheinungen und Phagocytose in den Atemröhren der Janellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51. 1898.
115. Raffaele, F., Osservazioni intorno al sincizio perilecitico delle uova dei Teleostei. Boll. della Soc. di Naturalisti in Napoli. Vol. 12. 1898.
116. vom Rath, O., Fehlen den Sexualzellen der Zwitterdrüse von Helix pomatia die Centralkörper? Zool. Anz. Bd. 21. 1898.
117. Rawitz, B., Untersuchungen über Zellteilung. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 53. 1898.
118. Regaud, Cl., Sur la morphologie de la cellule de Sertoli et sur son rôle dans la spermatogénèse chez les Mammifères. Compt. rend. de l'association des anatomistes. 1899.
119. Derselbe, Contribution à l'étude de la cellule de Sertoli et de la spermatogénèse chez les Mammifères. Modifications de l'épithelium séminal au voisinage de l'abouchement des tubes séminifères dans les tubes droits: le segment terminal du tube séminifère. Bibliogr. anat. 1899.
120. Reinke, F., Über direkte Kernteilungen und Kernschwund der menschlichen Leberzellen. Verh. d. anat. Ges. Kiel 1898.
121. Derselbe, Über den mitotischen Druck in den Zellen der wachsenden Blutkapillaren der Salamanderlarve. Sitzungsber. d. naturf. Ges. zu Rostock. 1899.
122. Rhumbler, L., Zellleib-, Schalen- und Kernverschmelzungen bei den Rhizopoden und deren wahrscheinliche Beziehungen zu phylogenetischen Vorstufen der Metazoenbefruchtung. Biol. Centralbl. Bd. 18. 1898.
123. Derselbe, Die Mechanik der Zelldurchschnürung nach Meves' und nach meiner Auffassung. Arch. f. Entwickelungsmechanik d. Organismen. Bd. 7. 1898.
124. Derselbe, Die Furchung des Ctenophoreneies nach Ziegler und deren Mechanik. Eine entwickelungsmechanische Studie. Arch. f. Entwickelungsmech. d. Organismen. Bd. 8. 1899.
125. Sabaschnikoff, M., Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduktion in der Ovogenese von Ascaris megalocephala bivalens. Bull. Soc. Nat. Moskau 1897.
126. Samassa, P., Über die Einwirkung von Gasen auf die Protoplasmaströmung und Zellteilung von Tradescantia, sowie auf die Embryonalentwickelung von Rana und Ascaris. Verh. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. 6. 1898.
127. Schaffner, J. H., Karyokinesis in the Root Tips of Allium cepa. Bot. Gazette. Vol. 26. 1898.
128. Schaudinn, F. u. Siedlecki, M., Beiträge zur Kenntnis der Coccidien. Verh. d. deutschen zool. Ges. 1897.
129. Schultze, O., Über den Einfluss des Luftmangels auf die erste Entwickelung des Eies. Verhandl. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg. N. F. Bd. 32. 1899.
130. Derselbe, Zur Frage von der Entwickelung der Doppelbildungen. Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat. Bd. 10. 1899.
131. Shaw, W., Über die Blepharoblasten bei Onoclea und Marsilia. Ber. d. deutschen bot. Ges. Bd. 16. 1898.

132. Siedlecki, M., Reproduction sexuée et cycle évolutif de la coccidie de la seiche (Klossia octopiana Schn.). Compt. rend. des séances de la Soc. de Biol. 1898.
133. Derselbe, Étude cytologique et cycle évolutif de la coccidie de la seiche. Ann. de l'insitut Pasteur. 1898.
134. Derselbe, Reproduction sexuée et début de la sporulation chez la coccidie des tritons (Coccidium proprium Schn.). Compt. rend. des séances de la Soc. de Biol. 1898.
135. Derselbe, Étude cytologique et cycle évolutif de Adelea ovata Schneider. Ann. de l'institut Pasteur 1899.
136. Solger, B., Über Kernzerschnürung und Karyorhexis. Sitzungsber. d. 69. Versamml. deutscher Naturf. u. Ärzte in Braunschweig. 1897.
137. *Stevens, W. C., The behavior of Kinoplasm and Nucleolus in the Division of the Pollen Mother Cells of Asclepias Cornuti. The Kansas Univ. Quarterly, Ser. A: Science and Mathematics. Vol. 7. 1898.
138. Stoeckel. W., Über Teilungsvorgänge in Primordialeiern bei einer Erwachsenen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53. 1898.
139. Van der Stricht, O., La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'oeuf de Thysanozoon Brocchi. Arch. de Biol. T. 15. 1897.
140. Derselbe, Étude de plusieurs anomalies intéressantes lors de la formation des globules polaires. Livre jubilaire dédié à Ch. Van Bambeke, Bruxelles 1899.
141. Derselbe, Étude de la sphère attractive ovulaire à l'état pathologique. Ebenda.
142. Vejdovsky, F. u. Mrázek, A., Centrosom und Periplast (vorläufige Mitteil). Sitz.-Berichte d. k. böhm. Ges. d. Wiss. 1898.
143. Wager, H., The Nucleus of the Yeast-Plant. Ann. of Bot. Vol. 12. 1898.
144. *Webber, H. J., Peculiar structures occurring in the Pollen-tube of Zamia. Botan. Gazette. Vol. 23. 1897.
145. *Derselbe, The development of the Antherozoids of Zamia. Botan. Gazette. Vol. 24. 1897.
146. Wheeler, W. M., The maturation, fecundation and early cleavage of Myzostoma glabrum Leuckart. Arch. de Biol. T. 15. 1898.
147. Wilcox, E. V., Chromatic Tetrads. Anat. Anz. Bd. 14. 1897.
148. Ziegler, H. E., Experimentelle Studien über die Zellteilung. Erste Mitteilung. I. Die Zerschnürung der Seeigeleier. II. Furchung ohne Chromosomen. Arch. f. Entwickelungsmech. d. Organismen. Bd. 6. 1898.
149. Derselbe, Experimentelle Studien über die Zellteilung. Fortsetzung. III. Die Furchungszellen von Beroë ovata. Arch. f. Entwickelungsmechanik der Organismen. Bd. 7. 1898.
150. Zimmermann, K. W., Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52. 1898.

Inhalt.

A. Allgemeines über Zellteilung.

Gerasimoff (51) hat auf Spirogyra-Zellen, welche sich in Teilung befanden, Chloroform, Äther oder Chloralhydrat in bestimmter Konzentration einwirken lassen und dadurch zwei Schwesterzellen erhalten, von denen die eine ganz ohne Kern war, während die andere einen Überschuss von Kernsubstanz (einen einzigen grossen Kern oder einen zusammengesetzten oder zwei Kerne von gewöhnlicher Grösse) besass.

Grüttner (53) hat diese Versuche unter gleichen Bedingungen und am gleichen Objekt, wie Gerasimoff nachgeprüft, kommt jedoch zu dem Resultat, „dass die Methode in den meisten Fällen jedenfalls nicht zur Bildung kernloser Zellen führt. Es können jedoch vielleicht Ausnahmefälle stattfinden". Als Regel findet Grüttner vielmehr, dass in sich teilenden Spirogyra-Zellen, wenn man sie anästhesiert, die Neubildung einer Zellmembran unterbleibt.

Samassa (126) untersuchte die Einwirkung von Gasen auf die Protoplasmaströmung und Zellteilung von Tradescantia. Nach den Angaben von Demoor sollte die Zellteilung sich bei diesem Objekt selbst dann ungestört fortsetzen, wenn man durch äussere Agentien (Chloroform und Sauerstoffentziehung) die Plasmaströmung zum Stillstand gebracht hat. Samassa konstatiert demgegenüber, dass bei völlig sistierter Plasmaströmung auch die Kernteilung stillsteht. Es dauert sogar, nachdem die Chloroformeinwirkung aufgehoben und die Plasmaströmung zurückgekehrt ist, noch längere Zeit, bis die Kernteilung von neuem fortgeht.

In derselben Arbeit beschreibt Samassa ein Experiment, durch welches gezeigt wird, dass Wasserstoff auch dann einen Einfluss auf sich entwickelnde Froscheier ausübt, wenn seine Wirkung als Sauerstoffverdränger

gar nicht in Betracht kommt; der Wasserstoff übt eine spezifische Wirkung aus, welche auf einer Reduktion von Substanzen beruhen dürfte, die zur normalen Entwickelung des Eies nötig sind.

Ferner hat Samassa die schon früher von ihm konstatierte Thatsache, dass die Entwickelung von Froscheiern in fast völligem Sauerstoffvakuum durch etwa 20 Stunden normal erfolgt, durch neuerliche Versuche bestätigt gefunden; ebenso die Thatsache, dass Froscheier sich in reinem Sauerstoff in den ersten vier Tagen normal entwickeln.

Dagegen wird die Entwickelung der Ascariseier nach Samassa durch reinen Sauerstoff sehr beträchtlich verzögert; Sauerstoff unter $2^1/_4$ Atmosphären Druck sistiert die Entwickelung sofort und tötet die Eier nach längstens elf Tagen, während Luft unter diesem Druck die Entwickelung normal fortschreiten lässt.

O. Schultze (129) stellt gegenüber Samassa auf Grund von Versuchen den Satz auf, dass die Eier von Rana fusca vom Beginn der Entwickelung an auf die Sauerstoffaufnahme angewiesen sind und ohne solche zu Grunde gehen. Wenn Samassa durch Experimente, die auf den ersten Blick einwandsfrei erscheinen, zu entgegengesetzten Resultaten gelangt ist, so muss man sich klar machen, wie ausserordentlich gering die Sauerstoffmenge sein wird, deren die Zellen zur Atmung bedürfen; bei den Experimenten Samassas könnte die Entwickelung auf Kosten von Sauerstoffspuren, die noch vorhanden sind, vor sich gehen. Vergl. dagegen Samassa 126, pag. 13.

Hansemann (61) hat früher vermutet, dass eine physiologische Regeneration nur denjenigen Zellarten zukommt, die direkt durch äussere mechanische, thermische oder chemische Reize getroffen werden. In Übereinstimmung damit steht es, dass Hansemann bei winterschlafenden Tieren (Murmeltier, Igel) in denjenigen Organen, die physiologische Mitosen erwarten liessen (Epidermis, Schleimhäute, Darm und Ösophagus, Hoden) nirgends Zellteilungsfiguren auffinden konnte. Wenn er aber winterschlafenden Igeln oberflächliche Einritzungen in die Nasenspitze machte, entwickelten sich an den verletzten Stellen Mitosen sowohl in der Epidermis wie in dem mitverletzten Bindegewebe; dieselben traten aber, statt sonst nach 24 bis spätestens 48 Stunden, erst nach 4—6 Tagen auf. Hansemann hält demnach den Satz für bewiesen, dass die physiologische Zellteilung die Folge einer direkten mechanischen Abnutzung der Gewebe ist.

Reinke (121) hat bei der Salamanderlarve an den Endothelzellen wachsender Blutkapillaren die Beobachtung gemacht, dass bei Eintritt einer Mitose zunächst der Kern anschwillt und sodann der dem Kern anliegende Teil der Zelle eine mächtige Aufquellung erfährt und weit in die Lichtung

der Kapillare hineinragt. Die Aufquellung des Zellleibes beginnt mit der Prophase der Kernteilung, zur Zeit, wenn die Kernmembran verschwindet, und erreicht ihr Maximum mit dem Stadium des Muttersterns, um dann in den Anaphasen sehr schnell wieder abzunehmen. Da die Aufquellung zuerst am Kern beobachtet wird und erst nach Schwinden der Kernmembran an dem Zellleib in Erscheinung tritt, so vermutet Reinke, dass wir im Kernsaft eine nicht diosmierende Substanz zu suchen haben, welche durch Aufnahme einer Flüssigkeit eine Lösung von höherem osmotischen Druck erzeugt. Diese Spannung wird nach dem Schwinden der Kernmembran auf den Zellleib übertragen; die „Widerlage“ wird durch eine Verdichtung des „Ektoplasmas“ geliefert, welches man vielfach während der Mitose dichter und stärker färbbar findet.

Nach K. W. Zimmermann (150) hängt die bekannte hohe Lage der Kernteilungsfiguren in Cylinderepithelien damit zusammen, dass die Centralkörper weit entfernt vom Kern in der Nähe der freien Zelloberfläche gelegen sind. Wenn die Teilung beginnt, müssen sich Kern und Centralkörper einander nähern. Sie treffen sich in einer weit über der „Kernzone“ des Cylinderepithels liegenden Schicht, wo dann die Mitose stattfindet. Ihre gegenseitige Annäherung scheint durch einen von den Centralkörpern zum Kern ziehenden „Leitfaden“ bewirkt zu werden. Zu den bekannten Phasen der Kernteilung kommt demnach bei den Cylinderepithelien eine weitere einleitende hinzu, welche Zimmermann als Prosynode (ἡ προσύνοδος, die vorausgehende Zusammenkunft) bezeichnen möchte. Dementsprechend müssen am Ende der Kernteilung die beiden Tochterzellorgane wieder auseinanderrücken und ihren definitiven Platz aufsuchen, ein Vorgang, welcher Dialyse (ἡ διάλυσις, das Auseinandergehen) heissen möge.

Benda (9) hat in den verschiedensten Zellarten mit einer noch nicht publizierten Methode eigentümliche Körner dargestellt, welche die Neigung haben, Fäden zu bilden; weshalb er sie als Fadenkörner oder Mitochondrien bezeichnet. Mit Bezug auf das Verhalten der Körner während der Mitose, welches besonders an Hodenzellen von Salamandra studiert wurde, hebt Benda vorläufig nur hervor, dass sie sich nie innerhalb der Fasern der Centralspindel oder innerhalb der zu den Chromosomen ziehenden Fasern finden. Dagegen besteht die Hauptmasse der Polstrahlungen aus Körnerfäden, die bis an die Zellmembran verlaufen.

Von der Metakinese an umgeben sie auch reichlicher die Seiten der Teilungsfigur. Letzteres ist namentlich bei dem Totenkäfer (Blaps) in sehr merkwürdiges Weise ausgesprochen. Die hier stäbchenförmigen Körnerbildungen umgeben in einer zweiten äussern Spindel- oder Tonnenfigur die eigentliche Mitose so dicht, dass sie auf den ersten Blick innerhalb

derselben zu liegen scheinen. Was ihr Verhalten in den Telophasen anlangt, „so scheint es, dass die Körnerketten durch die vorwachsende Membran der Tochterzellen geteilt werden".

Fischel (45) versuchte befruchtete Eier von Echinus microtuberculatus mit verschiedenen Farbstoffen vital zu färben; besonders durch Neutralrot erhielt er runde oder stäbchenförmige Körnchen gefärbt, welche während der Mitose eigentümliche Bewegungserscheinungen zeigten. Im Ruhestadium erfüllen sie die ganze Zelle in regelloser Anordnung. Wenn aber eine Teilung einsetzt, strömen sie gegen den Kern hin und bilden um ihn einen Ring. Im weiteren Verlauf der Mitose folgt der Körnchenring den Formänderungen der Kernfigur symmetrisch nach, wird also wie diese zunächst elliptisch, später hantelförmig. Wenn die Durchschnürung der Zelle erfolgt, rücken die Körnchen von dem Hantelstiel weg gegen die beiden Kugeln der Hantelfigur ab. In den neuen Blastomeren bilden sie zunächst einen gegen den Äquator offenen Ring, der sich jedoch bald darauf schliesst. Sobald dann die neuentstandenen Blastomeren in das Ruhestadium treten, geben die Körnchen ihre kreisförmige Anordnung um den Kern auf und verteilen sich wieder durch die ganze Zelle. — Fischel konstatiert, dass die Zahl der Körnchen im Lauf der aufeinander folgenden Teilungen stetig abnimmt; es scheint, dass wenn nicht alle, so doch die überwiegende Anzahl der Körnchen von der Eizelle abstammen; wahrscheinlich sind es Nahrungsteilchen, die das Ei vom Ovarium her mitbekommen hat. Was die Bewegungen der Körnchen anlangt, so sucht Fischel sie auf physikalische Veränderungen im Cytoplasma zurückzuführen, welche im Lauf der Zellteilung vor sich gehen; näheres darüber bitte ich im Original, pag. 500 und folg. nachzusehen.

Van der Stricht (139) beobachtete in Eiern von Thysanozoon Fettkörner, welche vor Eintritt der ersten Reifungsteilung in einer mehr oder weniger regelmässigen Weise durch die ganze Zelle verstreut sind. Mit dem Beginn der ersten Reifungsteilung häufen sie sich im Umkreis der achromatischen Figur an; auf dem Spindelstadium bilden sie auf dem optischen Längsschnitt einen länglichen Ring, welcher seine grösste Dicke im Niveau des Äquators besitzt.

Marwedel (93) und Jolly (74) beschreiben, wie schon früher H. F. Müller, dass die Granula der eosinophilen Zellen im Knochenmark von Säugetieren bei der Mitose sich an den achromatischen Fäden entlang anordnen.

Über eigentümliche Differenzierungen, welche vor Beginn der Mitose im Cytoplasma der Embryosackmutterzelle von Liliaceen (Lilium martagon,

L. candidum u. a.) auftreten, wird von Mottier (102) und ausführlich von M. und P. Bouin (14, 15) berichtet.

Nach Mottier bemerkt man einige Zeit vor Beginn der Teilung dicke Fäden oder Stränge, deren Orientierung in verschiedenen Zellen desselben Entwickelungsstadiums nicht übereinzustimmen braucht. Manchmal bilden diese Fäden eine Art Filz oder eine dichtere Zone im Umkreis des Kerns, manchmal treten sie als deutlich sichtbare Massen von dicken, fast parallel verlaufenden Fäden an einem Ende der Zelle hervor, oder sie laufen auch wohl vom Kern aus in einer oder in mehreren Richtungen strahlig nach aussen. Auf einem wesentlich späteren Entwickelungsstadium verschwinden sie, ohne zur Bildung der Spindel etwas beigetragen zu haben.

Ursprung, Verhalten und Schicksal dieser Fadenbildungen ist dann von M. und P. Bouin (14, 15) genau untersucht worden. Nach diesen Autoren beobachtet man auf einem bestimmten Entwickelungsstadium im Cytoplasma der Embryosackmutterzelle ein feines Netzwerk anastomosierender Fibrillen; unter den Fibrillen kann man schematisierend solche unterscheiden, welche konzentrisch zur Kernoberfläche angeordnet sind und andere, welche senkrecht zu den ersteren verlaufen und Querverbindungen zwischen ihnen herstellen. Bestimmte Teile der konzentrischen Fäden erfahren nun bald eine merkliche Verdickung dadurch, dass sich feine Körner auf ihnen ablagern. Die verdickten Partien individualisieren sich, geben ihre konzentrische Anordnung um den Kern auf und verteilen sich ohne irgendwelche Ordnung im Cytoplasma. Später orientieren sie sich unter weiterer Verdickung senkrecht zur Oberfläche des Kerns; ihr eines Ende berührt die Kernmembran, während das andere nach aussen gegen die Zellwand gerichtet ist. Sie umfassen den Kern nicht vollständig, sondern zu zwei Dritteln in Form eines Halbmondes. In einem weiteren Entwickelungsstadium wandern die Fäden nach zwei entgegengesetzten Polen des Kerns. Dort häufen sie sich zu zwei Gruppen zusammen, aus welchen durch eine gallertige Umwandlung rundliche hyaline Gebilde entstehen. Letztere fragmentieren sich weiter in rundliche Körperchen, welche sich im Cytoplasma verteilen, um dort (bis zum Beginn der Prophase) unterzugehen.

Was die Bedeutung der beschriebenen Fadenbildungen anlangt, so werden sie von M. und P. Bouin mit den Basalfilamenten in Parallele gesetzt, welche Garnier in Drüsenzellen beschrieben hat; sie werden daher als „ergastoplasmische" (Garnier) bezeichnet und als morphologischer Ausdruck eines chemischen Prozesses aufgefasst, durch welchen die Nähr-

materialien ausgearbeitet[1]) und angehäuft werden, welche die Zelle für die folgenden Teilungen nötig hat.

Nach brieflicher Mitteilung an M. und P. Bouin sind ähnliche Fadenbildungen auch von Guignard in Pollenmutterzellen und von Longo gesehen worden.

H. E. Ziegler (148) zerschnürte Eier von Seeigeln (Echinus microtuberculatus) nach dem Eindringen des Spermatozoons derart, dass das eine Teilstück den Spermakern, das andere den weiblichen Geschlechtskern erhielt. Es zeigte sich, „dass das Spermatozoon für sich allein imstande ist, die Furchung eines kernlosen Eistückes herbeizuführen, wie dies auch schon aus den bekannten Versuchen von Boveri und einigen Beobachtungen von Morgan hervorging". Das andere Teilstück, welches den weiblichen Geschlechtskern erhält, macht merkwürdige Umwandlungen durch, indem es sich auflöst und dann wieder rekonstituiert; dieser Vorgang wiederholt sich mehrere Male.

In derselben Abhandlung (148) berichtet Ziegler weiter über „Furchung ohne Chromosomen", wobei er an eine Mitteilung von Boveri anknüpft, welcher gefunden hatte, dass kernlose Bruchstücke der Eier von Echinus microtuberculatus, die mit Sperma von einem anderen Seeigel (Strongylocentrotus lividus) befruchtet waren, sich in der merkwürdigen Weise teilten, dass die gesamte Kernsubstanz in der einen Teilzelle zu liegen kam. Während diese Zelle sich in regelmässiger Weise furchte, fanden in der anderen Teilzelle nur fortgesetzt Teilungen der Centrosomen und der Attraktionssphären statt, und trat keine Zellteilung ein. Boveri schloss daraus erstens, dass „die in bestimmten Intervallen eintretende Zweiteilung des Centrosoma, die Entfernung der Tochtercentrosomen von einander, die Ausbildung und Rückbildung der strahligen Protoplasma-Anordnung vom Kern völlig unabhängig sind" und zweitens, „dass der Kern (wenigstens im Echinidenei) für die Zellteilung unerlässlich ist".

Ziegler kann nach seinen Befunden dem ersten dieser beiden Sätze zustimmen, dem zweiten nicht. Er beobachtete bei einem Ei von Echinus microtuberculatus, welches mit Sperma derselben Species befruchtet worden war, dass sich bei der ersten Teilung die gesamte Kernsubstanz der beiden Geschlechtskerne in die eine der Teilzellen begab. Diese Zelle furchte sich ganz regelmässig und in der anderen Teilzelle fanden successive Teilungen der Centren statt. Soweit stimmt also Zieglers Beobachtung ganz mit derjenigen von Boveri überein; aber sie weicht insofern ab, als in der chromosomenlosen Hälfte auch Teilungen des Zellkörpers vorkamen. Allerdings wurde die Zelleinschnürung bei der ersten Teilung des Centrums

[1]) Daher Ergastoplasma; von ἐργάζεσθαι ausarbeiten.

nur versucht und blieb auch bei der zweiten Teilung (Stadium mit vier Sphären) unvollständig, indem nur die eine der beiden senkrecht zu einander stehenden Teilungsfurchen (diejenige, welche den beiden Spindeln dieses Stadiums parallel ging) wirklich durchschnitt. Auch weiterhin verlief die Furchung unregelmässig und man hatte überhaupt den Eindruck, dass die Teilungsenergie der chromatinlosen Zellen stets bedeutend schwächer war, als sie bei den normalen Teilungen zu sein pflegt. Aber immerhin ist durch den von Ziegler beobachteten Fall erwiesen, dass bei kernlosen Zellen Zellteilung vorkommen kann, dass also das Chromatin bei dem Vorgang der Zellteilung nicht unerlässlich ist.

Über eine weitere Arbeit von Ziegler (149) wird unter „Zelldurchschnürung" berichtet werden.

B. Protozoen.

Calkins (21) sucht an der Hand alter und neuer Thatsachen darzuthun, in welcher Weise die Struktur und der Teilungsmodus des Metazoenkerns sich bei den Protozoen phylogenetisch entwickelt haben könnte.

Die einfachste Form des Protozoenkerns ist der verteilte Kern („distributed nucleus"), welcher aus isolierten Chromatinkörnern besteht, die durch die Zelle verstreut sind. Ein höherer Typus wird durch den intermediären Kern („intermediate nucleus") dargestellt, bei welchem die Chromatinkörner an einer Stelle zusammengehäuft sind. Eine Kernmembran kann vorhanden sein oder fehlen. Kerne vom Typus derjenigen der Metazoen (mit einem deutlichen Lininnetzwerk, in dessen Fäden das Chromatin eingelagert ist, mit Nukleolen und Kernmembran) sind bei den Protozoen ungewöhnlich, kommen jedoch gelegentlich vor.

Es zeigt sich nun, dass bei der phylogenetischen Differenzierung ein Körper eine Rolle spielt, welcher nach Calkins bei der Teilung aktiv eingreift. Calkins bezeichnet ihn als „Attraktionssphäre"; mit dem „Centrosom" der Metazoen darf er deswegen nicht homologisiert werden, weil ein solches (d. h. ein Centralkörper, Ref.) bei Noctiluca noch in seinem Innern nachzuweisen ist.

Bei Protozoen mit „verteiltem Kern" (Tetramitus) stellt diese Attraktionssphäre eine unbestimmte, schwach färbbare Masse dar, welche sich durch eine Differenzierung des Cytoplasmas zu bilden scheint. In ihrer Nachbarschaft häufen sich die verstreuten Chromatinkörner vor Eintritt der Teilung zusammen. Ihre Halbierung geht derjenigen der Chromatinkörner voran. Bei Kernen vom intermediären Typus liegt die Attraktions-

sphäre im Innern derselben als ein stark färbbarer Körper von bestimmter Form, um welchen die Chromatinkörner entweder permanent oder nur während der Teilung angehäuft sind.

Bei höheren Kerntypen bleibt sie nicht länger intranuklear; jedoch wird diese Lage während der Teilung von der Centralspindel, welche aus ihr hervorgeht, eingenommen.

Sarcodinen.

Auf eine Arbeit von Rhumbler (122), in welcher er die bis jetzt bekannten Paarungsvorgänge bei Rhizopoden in eine phylogenetische Reihe zu bringen sucht, möchte ich an dieser Stelle wenigstens hingewiesen haben.

Eine grosse mit acht Tafeln ausgestattete Arbeit von R. Hertwig (66) handelt über die Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni.

Die frei lebenden Aktinosphärien besitzen eine sehr grosse Anzahl von Kernen, welche sich durch Karyokinese teilen. Bei der Encystierung tritt zunächst eine Verringerung der Kernzahl ein. Darauf furcht sich das Tier in eine Anzahl Cysten, Primärcysten, ab und zwar in so viele, als Kerne vorhanden sind. Die Primärcysten teilen sich karyokinetisch einmal in Sekundärcysten (Primärkaryokinese). In jeder Sekundärcyste werden nach einander auf dem Wege der Mitose zwei Richtungskörper gebildet. Nach der Entstehung des zweiten Richtungskörpers vereinigen sich die Cysten eines Paares wieder mit einander und verschmelzen zu den sog. Keimkugeln (F. E. Schulze), aus welchen junge Aktinosphärien ausschlüpfen.

In Bezug auf die Kernteilung haben wir im Laufe des oben geschilderten Entwickelungscyklus zwei Hauptmodi zu unterscheiden:

1. die „typische Karyokinese“, wie sie bei der Kernteilung frei lebender Tiere und der ausschlüpfenden Keimkugeln auftritt; ihr steht die Kernteilung der Primärcysten, die Primärkaryokinese, nahe,

2. die „Richtungskörperkaryokinese“, welche zur Bildung der Richtungskörperchen führt. Der interessanteste Unterschied zwischen der typischen und der Richtungskörperkaryokinese besteht darin, dass bei der letzteren „Centrosomen“ vorhanden sind, bei der ersteren dagegen fehlen.

Von der Teilung der Kerne frei lebender Aktinosphärien hatte R. Hertwig schon früher eine Schilderung gegeben, welche er nunmehr in mehreren Punkten zu ergänzen imstande ist. Zunächst treten an zwei gegenüberliegenden Punkten des Kerns Protoplasmaansammlungen auf,

welche bald eine senkrecht zur Oberfläche desselben gerichtete Faserung erkennen lassen. Zwischen diesen beiden Protoplasmakegeln verkürzt sich der Kerndurchmesser, sodass der Kern eine linsenförmige Gestalt annimmt. An den Polen des Kerns, soweit sie die Protoplasmakegel berühren, bilden sich Anhäufungen achromatischer homogener Kernsubstanz, sog. Polplatten, aus. Zwischen den Polplatten ordnet sich das Kerngerüst zu Spindelfasern um. Das Chromatin, welches vor Beginn der Teilung zu einem oder mehreren nukleolenartigen Körperchen zusammengeballt war, bildet anfangs eine aus feinen verästelten Fäden bestehende Figur; diese löst sich weiterhin in Körnchen auf, die sich in der Äquatorialplatte zu Chromosomen zusammendrängen. Indem jedes einzelne stäbchenartige Chromosom durch Querteilung in zwei Stücke zerlegt wird, bilden sich die Seitenplatten, welche allmählich bis an die Kernpole heranrücken. Aus den Seitenplatten gehen schliesslich die Tochterkerne hervor.

Die Primärkaryokinese verläuft im wesentlichen ebenso wie die Teilung bei nicht encystierten Tieren; lässt jedoch Besonderheiten besonders in Bezug auf die Genese der Chromosomen erkennen, welche in Gestalt geschlängelter durch den Kernraum verteilter Fäden direkt aus den Chromatinbrocken hervorgebildet werden.

Die „Richtungskörperkaryokinese" unterscheidet sich von der „typischen Karyokinese", wie schon gesagt, besonders durch die Anwesenheit von „Centrosomen".

Das Auftreten dieser letzteren kombiniert sich mit demjenigen einer merkwürdigen „Heteropolie" des Kerns, welche sich schon zu einer Zeit entwickelt, in welcher die Primärcyste zwar schon zwei Kerne ausgebildet, sich aber noch nicht in die Sekundärcysten geteilt hat. Sie besteht darin, dass die Fäden des Kerngerüstes sämtlich nach einem bestimmten Punkt, dem „Hauptpol", konvergieren. Gegen diesen zu vereinigen sie alles Chromatin auf sich, während sie nach dem Gegenpol zu chromatinfrei sind; an dem letzteren finden sich echte Nukleolen, welche schon Brauer beobachtet hat.

Die Bildung des Centrosoms kündigt sich nun dadurch an, dass sich am Hauptpol eine Plasmastrahlung ausbildet. Darauf wachsen die gegen den Hauptpol centrierten Kernfäden in das Protoplasma der Polstrahlung hinein. Die hineingewachsenen Teile beginnen ihren Zusammenhang mit dem übrigen Kernnetz zu verlieren. Schliesslich trennt sich vom Kern ein Körper ab, welcher aus einem Fadengerüst besteht, das mit freien Enden in die Umgebung übergreift. Dieser im Centrum einer Strahlung gelegene Körper ist das Centrosom. Nachdem dasselbe eine Zeit lang vom Kern abgerückt war, tritt es wieder an ihn zurück und erfährt nun eine

Umbildung, welche zu einer ausserordentlichen Massenreduktion führt. In seinem Innern macht sich eine Verdichtung in Form eines Stäbchens oder von zwei kleinen mit einander verbundenen Körperchen bemerkbar; diese Verdichtung, das „reduzierte Centrosom" bleibt allein erhalten, während der ganze Rest des Gerüstes aufgelöst wird.

Auf einem späteren Stadium findet man zwei reduzierte Centrosomen an entgegengesetzten Polen des Kerns. Zunächst liegen sie noch der Kernmembran dicht angefügt. Später rücken sie vom Kern ab, wobei sich zwischen ihnen und der Kernoberfläche die „Polkegel" ausbilden.

Während das Centrosom die eben geschilderte Reduktion seiner Substanz und seine Teilung in zwei Tochtercentrosomen erfährt, verliert das Kernnetz seine polare Orientierung. Das Chromatin lokalisiert sich immer mehr in den peripheren Partien des Kerns. Hier bilden sich die Chromosomen. Später verlassen sie ihre oberflächliche Lage und sammeln sich im Kerninnern an. Gleichzeitig beginnt die Spindelbildung: dabei wird der Kern aufs neue ausgesprochen heteropol, indem das eine Ende sich viel früher differenziert als das andere. An einem Kernpol sind die Polplatten schon vorhanden und die Spindelfasern schon gebildet; während am entgegengesetzten Ende das gleichförmige Kernnetz noch fortbesteht.

Während die Chromosomen sich zur Äquatorialplatte anordnen, formen sich die Nukleolen zu auffällig gestalteten körnigen Fäden um; diese Fäden (Plastin- oder Nukleolarfäden) werden später in die Chromosomen einbezogen.

Die Centrosomen nehmen in den Endstadien der Teilung allmählich an Grösse zu und wandeln sich von neuem in spongiöse Gerüste um. Nach der Bildung des ersten Richtungskörpers bleibt das Centrosom am „Cystenkern" erhalten. Wie im Beginn der ersten Richtungsteilung, so findet auch im Beginn der zweiten eine Massenreduktion desselben statt.

Sporozoen.

Von Arbeiten über Sporozoen liegen mir ausser einer Mitteilung von Caullery und Mesnil (24) nur solche von v. Siedlecki vor, welcher die Teilungsvorgänge bei diesen Parasiten in letzter Zeit sehr genau bearbeitet hat; andere Arbeiten (z. B. von Doflein, Laveran, Léger) muss ich bitten im Original einzusehen.

In meinem vorigen Bericht hatte ich eine Angabe von Labbé referiert, wonach bei Coccidien die Entstehung der Sporen mit der Ausbildung von Chromosomen und einer achromatischen Spindel einhergeht. Dieser Angabe gegenüber konstatiert v. Siedlecki an mehreren Stellen seiner gleich zu referierenden Arbeiten, dass er bei Coccidien niemals eine echte

Mitose beobachtet hat. Auch die von Labbé behauptete Existenz von „Centrosomen" wird von v. Siedlecki in Abrede genommen.

Über die Entwickelung von Adelea ovata, einer im Darm von Lithobius forcipatus vorkommenden Coccidie hatten Schaudinn und v. Siedlecki gemeinsam (128) eine vorläufige Mitteilung publiziert; zu dieser liegt nunmehr die ausführliche Abhandlung von v. Siedlecki (135) vor, durch welche die Resultate der vorläufigen Mitteilung in mehreren Punkten modifiziert werden.

Eine ruhende Adelea ist ein ovoider Klumpen wabigen Protoplasmas, der einen grossen kugeligen Kern enthält, in welchem sich ein Binnenkörper oder Karyosom und ein feines Chromatingerüst befindet. Nach v. Siedlecki hat man zwei verschiedene Formen von Adelea zu unterscheiden, eine grössere, aus welcher sich „Makrogameten" entwickeln, die ihrerseits heranwachsen und als Eizellen funktionieren können, und eine kleinere, welche „Mikrogameten" oder männliche Geschlechtsprodukte produziert, die mit den aus den Makrogameten entstandenen erwachsenen Individuen kopulieren können.

Beim Beginn der Makrogametenbildung zerlegt sich zunächst der Binnenkörper oder das „Karyosom" durch einen Knospungsprozess in zahlreiche ungefähr gleich grosse Teile. Ebenfalls das Chromatingerüst zerfällt in zahlreiche Partikel von länglicher oder unregelmässiger Gestalt. Darauf schwindet die Kernmembran. Nun rücken zuerst die kleinen Karyosomen an die Zelloberfläche und verteilen sich dort in ziemlich gleichmässigen Abständen. Die Chromatinpartikel folgen ihnen und gruppieren sich, je ein paar Brocken, in der Form eines kleinen Sterns oder einer losen, aus kleinen Körnchen bestehenden Kappe um jeden Binnenkörper. Um jeden der so entstandenen Kerne grenzen sich Plasmabezirke ab, welche weiterhin zu den halbmondförmigen Makrogameten auswachsen.

In ähnlicher Weise entstehen aus den kleineren Adeleaformen halbmondförmige Körper, welche in der vorläufigen Mitteilung von Schaudinn und v. Siedlecki als Mikrogameten bezeichnet wurden; sie müssen aber nach v. Siedlecki richtiger Mikrogametocyten heissen.

Bei der Kopulation legt sich die Mikrogametocyte dem einen Pol eines aus einem Makrogameten entstandenen, erwachsenen Individuums auf und teilt sich zweimal hintereinander. Bei der ersten Teilung entstehen aus dem Kern eine Menge kleiner unregelmässiger Chromatinbrocken, die sich zunächst zu einer Art Äquatorialplatte anordnen und darauf in zwei Haufen auseinanderrücken. In der hellen Partie zwischen den beiden Haufen sieht man ein kleines chromatisches Körnchen auftreten; dasselbe entspricht dem Zwischenkörperchen, wie es von R. Hertwig und Balbiani bei

Spirochona gemmipara und von Eismond bei Glaucoma scintillans beobachtet wurde. — Während die erste Teilung einer Karyokinese ähnelt, stellt die zweite Teilung nach v. Siedlecki eine einfache Durchschnürung in zwei gleiche Teile dar. — Die aus diesen beiden Teilungen resultierenden vier Teilprodukte sind die Mikrogameten.

Einer von den vier Mikrogameten dringt nun in den Makrogamenten ein. Der Kern des letzteren ist inzwischen an die Oberfläche der Zelle gerückt und hat einen Teil seiner Substanz nach aussen entleert. Nach Beendigung dieses Vorgangs, der in der vorläufigen Mitteilung von Schaudinn und v. Siedlecki als Reduktion bezeichnet wird, nach von Siedlecki aber nicht als solche, sondern als Kernreinigung (épuration nucléaire) aufzufassen ist, legt er sich an den Kern des eindringenden Mikrogameten an. Die Chromatingerüste beider Kerne formen sich jedes in einen Knäuel von Chromatinfäden um. Das Makrogametenchromatin bildet einen langen Schopf dünner Fäden, dessen einem Ende ein dichteres Knäuel aufliegt, welches aus dem Mikrogametenchromatin hervorgegangen ist. Schliesslich tritt eine vollständige Verschmelzung beider Kerne ein.

Nach der Kopulation folgt eine Reihe von Veränderungen, die zur Ausbildung der Sporocysten führt, welche zur Infektion anderer Individuen dienen. Das Chromatingerüst zerfällt in kurze Stäbe, welche sich zu einer unregelmässigen Platte gruppieren. Das Chromatin dieser Platte zieht sich in zwei Hälften aus, welche durch einen zarten chromatischen Faden in Zusammenhang bleiben. In der Mitte dieses Fadens bemerkt man ein Zwischenkörperchen, welches sich später in zwei teilt, sodass jede der Hälften mit einem der Tochterkerne in Zusammenhang bleibt. — Durch Wiederholung desselben Prozesses entsteht eine grössere Anzahl von Kernen, welche sich mit Cytoplasmakugeln umgeben; diese Kugeln, deren Kerne sich noch einmal teilen, sind die werdenden Sporocysten.

Weiter untersuchte v. Siedlecki (132, 133) den Entwickelungsgang einer in der Darmschleimhaut des Tintenfisches parasitierenden Klossia (Klossia octopiana). Eine junge Klossia in undifferenziertem Zustand ist eine ovale Zelle mit einem gleichfalls ovalen Kern, an welchem man eine dicke stark chromatische Membran, ein feines Chromatingerüst und einen grossen Binnenkörper oder ein Karyosom unterscheidet. Das Karyosom zeigt folgenden zum Teil schon von Schneider beschriebenen Bau. Es besitzt eine dicke stark chromatische Rindenschicht, welche ein feinkörniges Innere umschliesst. In diesem Innern liegt ganz nahe der Peripherie eine helle Vakuole; ihr gegenüber ist die Rindenschicht durchbohrt. Von der Öffnung der Durchbohrung geht ein zarter Stiel ab, an dessen Ende ein

kleiner, runder stark färbbarer Körper, ein sekundäres Karyosom, angeheftet ist.

Von diesem undifferenzierten Zustand aus entwickeln sich die einen Zellen zu Mikrogameten, die anderen zu Makrogameten.

Die ersten Veränderungen, welche bei der Mikrogametenbildung auftreten, bestehen in einem Knospungsprozess des Karyosoms. Das sekundäre Karyosom nimmt an Volumen zu, indem Substanz durch den Stiel aus dem grossen Karyosom in sein Inneres übertritt. Nachdem beide Karyosomen auf diese Weise ungefähr gleich gross geworden sind, können sie sich vollständig trennen, indem der Strang, welcher sie verbindet, durchreisst; die Reste des Stranges, welche den Karyosomen ansitzen, erscheinen als zwei kleine stark chromatische Kügelchen (sekundäre Karyosomen). Meistens aber bleiben die beiden Karyosomen vereinigt; auf dem Verbindungsstrang zwischen ihnen wächst eine kleine chromatische Kugel heran. Schliesslich entsteht ein drittes Karyosom, welches vollständig den beiden ersten gleicht und mit ihnen vereinigt bleiben oder sich loslösen kann. Durch Wiederholung desselben Prozesses entstehen schliesslich bis zu zwanzig und mehr Karyosomen.

Wenn die Teilung der Karyosomen schon ziemlich weit vorgerückt ist, beginnt das Chromatin sich in Fäden anzuordnen. Ein Teil der Karyosomen dient dazu, diese Fäden zu verstärken, ein anderer Teil löst sich im Kernsaft. Gleichzeitig schwindet die Kernmembran. Der Kerninhalt rückt darauf gegen die Zelloberfläche vor. Man erkennt hier Haufen von Chromatinfäden, die von kleinen Karyosomen begleitet sind. Aus diesen Haufen gehen die Kerne der Mikrogameten hervor, welche letztere sich als wurmförmige Gebilde von einer centralen achromatischen Kugel (reliquat de différenciation) loslösen.

Eine Makrogametenbildung wie bei Adelea existiert bei Klossia nicht; als Makrogamete (d. h. als weibliche Zelle, welche das männliche Element, den Mikrogameten aufnimmt) funktioniert der Parasit selbst, nachdem sein Kern folgende Veränderungen erlitten hat. Zunächst findet ein Knospungsprozess des Karyosoms, wie bei der Mikrogametenbildung statt Von den Knospen löst sich der grösste Teil im Kernsaft auf; es bleiben nur einige grosse Karyosomen übrig, welche ihrerseits ebenfalls Neigung zur Auflösung zeigen. Auch das Chromatingerüst schwindet bis auf einige kurze schwach färbbare Fäden.

Darauf rückt der Kern an die Zellperipherie, wobei sich die noch übrigen Karyosomen und Chromatinfäden in denjenigen Teil des Kerns begeben, welcher von der Zelloberfläche am weitesten entfernt ist. Auf diesem Stadium ist die Zelle bereit, von einem Mikrogameten befruchtet

zu werden. Letzterer dringt in den weiblichen Kern ein und formt sich in seinem Innern zu einem ziemlich dichten Fadenknäuel um. Später verschmelzen die Chromatinfäden des männlichen und weiblichen Kerns zu einem gemeinsamen Netz; der ganze Kern streckt sich von derjenigen Seite der Zelle, von welcher der Mikrogamet eingedrungen ist, bis zur entgegengesetzten in die Länge; die Balken des gemeinsamen Netzes sind parallel zur Verlängerung des Kerns angeordnet. Schliesslich rundet sich der Kern wieder ab, die Karyosomen zerbröckeln, die Chromatinfäden formen sich in ein unregelmässiges Netzwerk um.

In der Folge begiebt sich der Kern an die Zellperipherie und teilt sich durch successive Abschnürung viele Male hintereinander. Die entstehenden Kerne sind diejenigen der Dauersporen.

Die Entwickelung von Coccidium proprium ist mit Ausnahme der Befruchtung bereits von Simond beschrieben worden; diese letztere verläuft nach v. Siedleckis Schilderung (134) hier ganz ähnlich wie bei Klossia.

Caullery und Mesnil (24) beobachteten im Darm eines Anneliden, Scoloplos Mülleri, eine wurmförmige Coccidie, Siedleckia nematoides n. g. n. sp. Die Jugendstadien enthalten 1—2, die älteren dagegen viele Kerne, welche durch direkte Teilung entstehen. Später tritt eine so starke Zunahme der Kerne ein, dass sie in mehreren Reihen zu liegen kommen.

Mastigophoren.

Über die Kernteilung von Noctiluca miliaris, welche schon 1894 von Ishikawa genau studiert wurde (vergl. Flemmings Bericht in diesen Ergebnissen, Bd. 4, 1894, Wiesbaden 1895, pag. 406) liegt eine neue sehr detaillierte Beschreibung von Calkins (22) vor; dasselbe Objekt ist ausserdem von Ishikawa (76) wiederum vorgenommen worden.

Die Beschreibung von Calkins (22) lässt sich folgendermassen resumieren. Die ruhenden Kerne von Noctiluca sind rund oder oval; sie enthalten eine Anzahl von Chromatinbrocken oder „Karyosomen", und ausserdem Körner von Achromatin, welche letztere so reichlich sind, dass sie den Kernen ein massives Aussehen geben. Neben dem Kern findet sich eine dichtere Cytoplasmamasse, oft ebenso gross oder selbst grösser als dieser, welche auf Grund ihres Verhaltens bei der Zellteilung als Attraktionssphäre oder kürzer als Sphäre bezeichnet werden kann.

Mit dem Beginn der Teilung fragmentieren sich die Chromatinbrocken in eine immer grösser werdende Anzahl von Kügelchen, welche sich häufig,

aber nicht immer, zu Fäden aneinander reihen. Diese Fäden wurden von Ishikawa irrtümlich als Chromosomen bezeichnet; sie gehen aber nicht direkt in die Äquatorialplatte über, sondern die Kügelchen, welche die Fäden aufbauen, zerlegen sich vielmehr in noch kleinere Körnchen, welche sich gleichmässig durch den Kern verteilen. Diese Körnchen beginnen später Reihen zu bilden, welche sich von der der Sphäre benachbarten Seite der Kernmembran gegen die entgegengesetzte Seite hin erstrecken. Die Reihen sind die Chromosomen; dieselben verdicken sich immer mehr und zwar zunächst an den der Sphäre zunächst liegenden Enden. Das Dickerwerden schreitet nach der entgegengesetzten Seite hin fort, bis schliesslich die Chromosomen auf ihrer ganzen Länge von gleichem Durchmesser sind.

Während diese Veränderungen mit dem Kern vor sich gehen, wird die Sphäre zunächst dichter und deutlicher begrenzt. Darauf teilt sie sich in zwei gleiche Hälften, welche durch Fasern („Centralspindelfasern") in Zusammenhang bleiben. Währenddessen streckt der Kern sich in die Länge und krümmt sich dann sichelförmig um den Äquator der Spindel herum, sodass diese schliesslich beinahe ganz vom Kern umgeben ist. Chromosomen erscheinen nunmehr wie Radialfasern, die senkrecht zur Spindeloberfläche angeordnet sind.

Auf einem weiteren Stadium tritt zwischen der Spindel und den Chromosomen ein Schwund der Kernmembran ein. Die proximalen, d. h. der Spindel zunächst liegenden Enden der Chromosomen verbinden sich durch Fasern, „Mantelfasern", mit Centrosomen (Centralkörperchen, Ref.), welche im Innern der Tochtersphären aufgetreten sind.

Darauf verlängert sich der Kern in der Richtung der Centralspindel. Die Chromosomen spalten sich der Länge nach. Die Tochterhälften trennen sich zuerst an den proximalen Enden. Nachdem auch die distalen Enden sich voneinander separiert haben, beginnt der Kern sich durchzuschnüren; das Verbindungsstück reduziert sich zu einem blossen Faden, welcher schliesslich durchreisst.

Gegenüber Ishikawa, welcher angiebt, Centrosomen auch im Ruhestadium im Innern der Sphären aufgefunden zu haben, konstatiert Calkins, dass sie hier nur während der Meta- und Anaphase der Teilung nachweisbar sind. Dagegen beobachtete er während des Ruhestadiums im Kern einen mit Eisenhämatoxylin schwarz färbbaren rundlichen Körper, welcher von einem hellen Hof umgeben ist. Dieser Körper verschwindet während der Chromosomenbildung. Gleichzeitig wird die Kernmembran an der der Sphäre zunächst liegenden Seite faltig; an dieser Stelle sieht man in einem hellen Raum zwei deutliche Körner liegen; in andern Fällen findet

man sie ausserhalb des Kernes in der Sphäre. Auf Grund dieser Befunde möchte Calkins vermuten, dass die Centralkörper einen nulearen Ursprung haben; er erklärt jedoch, dass seine Beobachtungen in dieser Beziehung nicht entscheidend sind.

Aus Ishikawas nachträglicher Untersuchung (76) ist hervorzuheben, dass nach dem Verfasser eine besondere Anhäufung von „Nukleoplasma" während der Anaphasen an den polaren Enden der Kerne liegt. Dieselbe entspricht nach Ishikawa, wenn sie auch nicht deutlich abgegrenzt ist, einem Teil der „Polplatte", wie sie bei andern Protozoen zur Beobachtung kommt; der andere Teil der Polplatte wird durch die Sphäre, bezw. das Archoplasma repräsentiert. Mit andern Worten: die Polplatte, welche sonst vollständig im Kern gelegen ist, ist bei Noctiluca zum grösseren Teil als Sphäre, bezw. Archoplasma ins Cytoplasma verlagert, während nur ein kleiner Teil davon im Kern zurückgeblieben ist.

Infusorien.

Doflein (34) veröffentlicht die ausführliche Abhandlung zu seiner im Jahre 1896 erschienenen vorläufigen Mitteilung über Kentrochona Nebaliae. Was den Teilungsvorgang des Makronukleus anbelangt, so kann man ihn kurz dahin zusammenfassen, dass er im wesentlichen mit demjenigen von Spirochona übereinstimmt, wie er von R. Hertwig und Balbiani geschildert wurde, besonders darin aber abweicht, dass im Anfang der Mitose Bilder auftreten, welche an Kernknospung erinnern. Im einzelnen vollzieht sich die Teilung folgendermassen.

Der ruhende Makronukleus besteht aus einem spindelförmigen Achromatinkörper, um welchen ein vorwiegend aus chromatischer Substanz bestehender Ring gelagert ist, welcher jedoch nicht immer allseitig zum Zusammenschluss gelangt. In den Prophasen der Teilung findet zunächst, wie bei Spirochona, eine intensive Durchmischung der chromatischen und achromatischen Substanz statt; dann sondert sich der Kern ähnlich wie dort in zwei Hälften: in eine ziemlich homogene Kugel, welche Farbe nur in sehr geringem Grade annimmt und in eine stark färbbare Kappe, welche der Kugel auf der einen Seite ansitzt. Im Centrum der Kugel liegt ein stark gefärbter Körper, Nukleolus bezw. Nukleocentrum.

Die nächsten Umbildungen bestehen darin, dass die stark färbbare Kappe sich ringförmig um die farblose Kugel herumlegt und dann ins Innere derselben auf das Nukleocentrum zu zahlreiche flammenförmige Fortsätze entsendet. Das Nukleocentrum bleibt bei Kentrochona während dieser Umwälzungsperiode erhalten.

Die weiteren Stadien, welche zur zweipoligen Figur führen, lassen sich mit den Erfahrungen an Spirochona nicht in Einklang bringen. Nach dem, was Doflein an konserviertem Material beobachtet hat, wird die Bildung der zweipoligen Figur unter den Erscheinungen einer Kernknospung eingeleitet: der Kern entsendet in eine Knospe des Muttertiers einen fingerförmigen Fortsatz, an dessen distalem Ende sich allmählich eine kleine Polplatte ausbildet. Indem der Fortsatz dicker wird, nimmt allmählich der ganze Kern eine langgestreckte Form an. Das Nukleocentrum schwindet. An den Enden des Kerns liegen die Polplatten, welche in ihren peripheren Partien in wechselnder Zahl färbbare Partikelchen enthalten. Diese letzteren sind nicht etwa als Derivate des verschwundenen Nukleocentrums, sondern als verschlepptes Chromatin aufzufassen.

Nunmehr gewinnt der Kern zwischen den beiden Polplatten ein streifiges Aussehen, indem das Chromatin sich mikrosomal in Reihen anordnet. Darauf zieht es sich allmählich zu zwei ringförmigen Tochterplatten zusammen. Eine Zellplatte, wie sie bei Spirochona vorkommt, konnte nicht nachgewiesen werden.

In einer zweiten Arbeit von Doflein (35) wird ein neues Infusor (Kentrochonopsis multipara) beschrieben, welches ebenfalls auf Nebalia lebt und durch eine multiple Knospung ausgezeichnet ist, wie sie bisher bei Infusorien noch nicht gefunden wurde. Details über das Verhalten des Kerns werden nicht mitgeteilt.

Einer Arbeit von H. Hoyer (70) über das Verhalten der Kerne bei der Konjugation des Infusors Colpidium colpoda entnehme ich folgendes auf die Kernteilung bezügliche. Sobald zwei Tiere sich zur Kopulation aneinander gelegt haben, beginnt der Mikronukleus in beiden gleichzeitig sich zu vergrössern, wobei in seinem Innern verschlungene chromatische Fäden auftreten. Darauf wandelt er sich in eine ausgesprochene Spindel um, welche von verhältnismässig dicken achromatischen Fasern gebildet wird. Der Äquator der Spindel wird von schleifenartigen Chromosomen eingenommen. Die Pole der Spindel reichen bis an eine vom Cytoplasma gebildete Umhüllungsmembran des Mikronukleus heran; eine eigene Membran kommt ihm ebensowenig wie dem Makronukleus zu. Polkörperchen lassen sich nicht nachweisen. Auf einem folgenden Stadium teilen sich die Chromosomen in der Längsrichtung und wandern nach den Polen auseinander. Die weiteren Umgestaltungsvorgänge des Kerns hat Hoyer nicht direkt zu beobachten vermocht, doch lässt sich aus dem Verlauf der späteren Teilungen schliessen, dass die Spindel sich streckt, Hantelform annimmt und sich schliesslich durchschnürt.

An diese erste Teilung schliesst ohne Eintritt eines Ruhestadiums die zweite an, welche in der gleichen Weise wie die erste vor sich geht. Von den auf diese Weise entstandenen vier Kernen beginnt derjenige, welcher dem Septum zwischen beiden Tieren am nächsten liegt, sich zu vergrössern und sich zu einer weiteren Teilung anzuschicken, welche wie die beiden vorigen verläuft; während die übrigen drei Kerne, die sogen. Reduktionskerne, in das Innere des Zellleibes zurückweichen und dort zu Grunde gehen. Die beiden Tochterkerne, welche aus der Teilung des am Septum gelegenen Kernes hervorgehen, weichen in entgegengesetzten Richtungen auseinander, der eine, der Wanderkern, zum Septum, der andere, der stationäre Kern der Autoren, nach dem Makronukleus zu.

Die Wanderkerne gleiten schliesslich durch eine Öffnung im Septum an einander vorbei in das Nachbartier. Hier angelangt nehmen sie, ohne mit den stationären Kernen zu verschmelzen, unter Zunahme ihres Volumens eine ovoide Form an, wobei die chromatische Substanz aus der gerüstartigen Anordnung in eine fadenförmige übergeht. Die Fäden kommen der Längsachse des Ovals parallel zu liegen; sie bestehen aus perlschnurartig aufgereihten Chromatinkörnern, zwischen denen eine verbindende Substanz nicht zu erkennen ist. In den folgenden Stadien beginnen die ganzen Kerne mehr und mehr in die Länge zu wachsen und die Form einer lang ausgezogenen Spindel anzunehmen, welche schliesslich ungefähr die Länge des ganzen Tieres erreicht. An fixierten Präparaten ist die cytoplasmatische Umhüllungsmembran des Kernes stets von der Substanz desselben abgehoben; diese Abhebung ist wohl als Kunstprodukt anzusehen. Die Kernsubstanz besteht nunmehr aus äusserst feinen chromatischen Fäden, welche spiralig gewunden von Pol zu Pol verlaufen. Daselbst setzen sie sich mit einer knopfartigen Verdickung an die Umhüllungsmembran an. Nachdem die Spindel ihre grösste Länge erreicht hat, rückt sie in toto in das Hinterende des Tieres, indem sie sich der Wölbung desselben entsprechend krümmt. Gleichzeitig teilt sich die Kernsubstanz und rückt nach den Spindelenden, welche nunmehr keulenförmige Verdickungen bilden. Aus letzteren gehen alsdann typische Kerne mit gerüstförmiger Struktur hervor, die eine Zeitlang durch ein röhrenförmiges Verbindungsstück mit einander in Zusammenhang bleiben.

Beide Tochterkerne erfahren nach einer kurzen Ruhepause eine neue Teilung, welche wie die erste des Mikronukleus abläuft. Mit Bezug auf die weiteren Schicksale der aus dieser Teilung resultierenden vier Kerne und mit Bezug auf das Verhalten des Makronukleus muss ich bitten, das Original einzusehen.

Borgert (11) studierte einen in Sticholonche zanclea und verschiedenen Acanthometridenarten vorkommenden vielkernigen Parasiten, welcher von Köppen zu den Suktorien gestellt wurde. Als Jugendformen dieses Parasiten beobachtet man im Innern von Sticholonche Bläschen, welche Haufen von Kernen enthalten. Diese Kerne besitzen nach Borgert auf einem bestimmten Entwickelungsstadium eine abgeplattete scheibenartige Gestalt. Im Centrum liegt ein eigentümlicher Körper, der in seinem Aussehen zwei durch eine junge Spindelanlage verbundenen Centralkörpern nicht unähnlich sieht. Von diesem Gebilde strahlen eine Anzahl radiär angeordneter blasser Fäden nach der Peripherie des Kerns; diese wird von einer Gitterwand gebildet, deren Maschenwerk sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färbt.

Der Teilungsvorgang beginnt nun damit, dass das alte Centrum zu Grunde geht und gleichzeitig an zwei einander gegenüberliegenden Punkten der Kernperipherie zwei neue Centren sich anlegen, welche im weiteren Verlauf mehr ins Innere rücken. Dabei streckt sich das ganze Kerngebilde in die Länge und schnürt sich in der Mitte ein. Die Centren der beiden Tochterkerne sind durch einen stark tingierbaren Faden verbunden. Reste desselben finden sich noch bei im übrigen völlig getrennten Tochterkernen.

C. Pflanzen.

I. Niedere Pflanzen (Thallophyten).

1. Algen.

Mitzkewitsch (98) giebt eine Litteraturübersicht und ausführliche Schilderung der Kernteilung bei Spirogyra, über welche er bereits zwei vorläufige Mitteilungen in den Arbeiten der Naturforschergesellschaft zu Warschau veröffentlicht hat. Besondere Aufmerksamkeit widmete er den Fragen nach der Rolle des Nukleolus beim Teilungsvorgang und nach der Bildung der Spindelfasern.

Bei Spirogyra subaequa ist alles Chromatin im Ruhezustand in dem central gelegenen Nukleolus konzentriert. Dieser lockert sich im Beginn der Teilung und entsendet in die Kernhöhle körnige Fäden, welche in einem folgenden Stadium wieder eingezogen werden. Der Nukleolus zeigt sich nunmehr als aus zwei verschiedenen Substanzen bestehend, einer blass färbbaren Grundsubstanz und intensiv färbbaren Körnern oder Stäbchen, welche in die Grundsubstanz eingebettet sind. In den weiteren Stadien beginnt er sich quer durch den Zellkern senkrecht zur Längsrichtung der

Zelle zu einer „Kernplatte" auszustrecken. Die stark färbbaren Körner (Chromosomen) rangieren sich dabei in einer Reihe, welche die blass färbbare Grundsubstanz in zwei symmetrische Hälften teilt; die Grundsubstanz selbst bildet später beiderseits von den Chromosomen kleine Bögen, welche ihre Konvexitäten den Polen zukehren und mit ihren freien Enden den Chromosomen ansitzen. Indem jedes Chromosom sich in der Längsrichtung der Zelle in zwei teilt, entstehen zwei Kernplattenhälften, welche gegen die Pole zu auseinanderrücken. Beide Substanzen des Nukleolus gehen in die Kernplattenhälften und vermittelst dieser letzteren in die Tochterkerne über, wo sie zum Aufbau der Nukleolen derselben verwendet werden.

Von der Kernteilung bei Spirogyra subaequa unterscheidet sich diejenige von Spirogyra iugalis besonders dadurch, dass die ganze Masse des Nukleolus im Beginn der Teilung in der Kernhöhle in Fadenform auseinandergeht; nachher sammelt sie sich ebenso wie bei Spirogyra subaequa wieder zu einer mehr oder weniger kompakten Masse, aus welcher dann die Kernplatte hervorgeht.

Bezüglich der Spindelfasern kommt Mitzkewitsch ebenso wie Strasburger und Tangl zu dem Ergebnis, dass sie cytoplasmatischer Herkunft sind.

Debski, welcher schon früher über die Kernteilung bei Chara fragilis berichtet hatte, teilt weiter (33) zur Frage der Spindelbildung nach Beobachtungen an vegetativen Zellen mit, dass nach Auflösung der Kernwand um die frühere Kernhöhle eine cytoplasmatische Strahlung auftritt. Wie aus dieser Strahlung die Spindel entsteht, vermochte Debski nicht mit Sicherheit zu ermitteln, vermutet jedoch, dass sie bei Chara ebenso wie bei den höheren Pflanzen zuerst mehrpolig angelegt und erst später zweipolig wird.

Ferner beschreibt Debski eigentümliche Veränderungen der Nukleolen und des Chromatingerüstes, welche an den Kernen fast aller definitiv gebildeter Zellen vor sich gehen und schliesslich vielfach zur Kernfragmentierung führen. Dieselben verlaufen folgendermassen. Der Nukleolus begiebt sich an die Peripherie des Kerns, streckt sich unter dieser zunächst in die Länge und geht später in ein verästeltes Gebilde über; letzteres zerfällt in zahlreiche Teilstücke. Das Chromatingerüst wird anfangs feinmaschiger und zeigt eine starke Neigung bei Einwirkung von Reagentien zu schrumpfen. Zur Zeit des Zerfalles des Nukleolus in Teilstücke wird es wieder resistenter und grobmaschiger. Gleichzeitig werden die Kerne wurstförmig und fragmentieren sich schliesslich in mehrere Teilstücke.

Mottier (103) beobachtete bei der Kernteilung von Dictyota „gekrümmt stäbchenförmige" Centralkörper, welche denjenigen sehr ähnlich

sind, die Swingle bei Stypocaulon beschrieben hat. Ich erlaube mir darauf hinzuweisen, dass ich selbst derartig geformte Centralkörper bei tierischen Zellen (Hodenzellen von Schmetterlingen) aufgefunden habe[1]).

Eine von zahlreichen Abbildungen begleitete Abhandlung von Farmer und Williams (43) behandelt die Entwickelung der Oogonien und Oosphären bei Fucaceen. Über die Kernteilungsvorgänge, welche dabei auftreten, habe ich bereits auf Grund der vorläufigen Mitteilung der beiden Autoren (On the fertilisation, and the formation of spore, in fucus. Proceed. of the Royal Soc. V. 60, 1896) in meinem vorigen Bericht referiert.

2. Pilze.

Über die Kernteilungsvorgänge bei der Knospung und Sprossung von Hefezellen wird in drei Arbeiten von M. Bouin, von Janssens und Leblanc und von Wager berichtet

M. Bouin (12) konstatiert, dass die Hefezelle im normalen Zustand einen sehr deutlichen Kern besitzt, dessen Chromatin meistens in unregelmässigen Brocken, seltener in einem centralen Kügelchen, angehäuft ist. Bei der Sprossung teilt sich der Kern am häufigsten direkt in folgender Weise. Er verliert seinen deutlichen Kontur, nimmt an Volumen zu und spaltet sich dann parallel der grossen Achse der Zelle in zwei aneinanderliegende Massen von länglicher Form. Diese Massen trennen sich, indem sie in entgegengesetzter Richtung auf einander entlang gleiten. Die beiden Tochterkerne bleiben häufig noch eine Zeitlang durch einen Faden vereinigt, welcher sich aus ihrer Substanz auszuziehen scheint.

Neben der eben beschriebenen direkten Teilung beobachtet man, am deutlichsten bei Saccharomyces Ludwigii Hansen, einen Teilungsmodus, der an eine indirekte Teilung erinnert. Der Kern teilt sich in zwei Chromatinmassen, welche nierenförmig werden und sich im allgemeinen in der Richtung der grossen Zellachse, von einander entfernen, wobei sie einander deutlich parallel bleiben. Derjenige Teil des Cytoplasmas, welcher zwischen den Tochterkernen gelegen ist, nimmt ziemlich häufig eine stärkere Färbung an als das übrige Cytoplasma. Bei der Sporenbildung begegnet man ausschliesslich diesem letzteren Teilungsmodus.

Janssens und Leblanc (72) beschreiben den Kern der Hefezelle als gebildet von einer Membran, einem „Karyoplasma" und einem central gelegenen Nukleolus, welcher sämtliches Chromatin in sich vereinigt. Die Kernteilung bei der Knospung vollzieht sich bei Saccharomyces cerevisiae

---

[1]) F. Meves, Über Centralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen Anat Anz. Bd. 14. 1897.



und einigen anderen Hefen durch einfache Zerschnürung. Bei Saccharomyces Ludwigii dagegen (und ebenso bei Schizosaccharomyces octosporus) beobachtet man am häufigsten folgenden Teilungsmodus, welcher eine Zwischenstufe zwischen Mitose und Amitose darstellt. Im Beginn der Teilung schwindet die Kernmembran; der Nukleolus verlängert sich und schnürt sich durch. Die Tochternukleolen bleiben durch eine dichtere und stärker färbbare Substanz vereinigt, welche häufig eine fädige Struktur zeigt, also eine Art von Spindel darstellt. In der Mitte der Spindel bemerkt man eine Spindelplatte. Die Tochterkerne bilden sich, indem sich die Nukleolen von neuem mit einer Membran umgeben.

In denjenigen Zellen, welche sich zur Sporenbildung vorbereiten, teilt sich nach Janssens und Leblanc der Kern in zwei Tochterkerne, welche gleich darauf wieder verschmelzen. Dieser Vorgang ist nach den Verfassern als Konjugation aufzufassen. Darauf teilt der Kern sich zweimal hinter einander in ähnlicher Weise, wie es für die Teilung bei der Knospung von Saccharomyces Ludwigii beschrieben wurde.

Während M. Bouin und Janssens und Leblanc in der Beschreibung der Kernteilungsvorgänge in vielen Punkten übereinstimmen, kommt Wager (143) in einer Arbeit, die mit Kenntnis der beiden eben referierten verfasst ist, zu sehr abweichenden Resultaten. Wager beschreibt in der Hefezelle einen Kernapparat von folgendem eigentümlichen Bau: ein rundlicher homogener Körper, Nukleolus, liegt in engem Kontakt mit einer grossen hellen Vakuole, die ein körniges Chromatinnetz enthält. Der Nukleolus ist dasjenige Gebilde, welches die Mehrzahl der früheren Autoren als Kern beschrieben hat.

Bei der Knospung schnürt sich zuerst die Vakuole, dann auch der Nukleolus in zwei Portionen durch; die beiden Tochtervakuolen sind ungleich gross; die kleinere von ihnen geht in die Knospe über.

Die Kernteilung bei der Sporenbildung vollzieht sich nach Wager in der folgenden höchst sonderbaren Weise. Das Chromatin der Vakuole wird durch eine immer wiederholte Teilung dieser letzteren in der ganzen Zelle verstreut, wobei es sich in Form eines Gerüstwerkes anordnet. Im weiteren Verlauf beginnt es wieder, zuerst in den peripheren Teilen der Zelle zu schwinden, während gleichzeitig in dem Nukleolus, der eine centrale Lage in der Zelle eingenommen hat, eine tief gefärbte körnige Masse auftritt. Offenbar geht das Chromatin in den Nukleolus über. Schliesslich ist es alles mehr oder weniger vollständig vom Nukleolus absorbiert. Darauf teilt sich dieser unter Verlängerung und Durchschnürung, wobei die in seinem Innern gelegenen Körner (Chromosomen?) in zwei Gruppen auseinandergehen.

Mit Bezug auf die Art und Weise, wie Wager sich mit den früheren Autoren auseinandersetzt (besonders auch mit Janssens und Leblanc über den von ihnen beschriebenen Konjugationsvorgang bei der Sporenbildung), muss ich den Leser auf das Original verweisen.

Juel (77) untersuchte die Kernteilungen in den Basidien der Basidiomyceten besonders mit Bezug auf die Lage der Kernspindeln, aus welcher er Schlüsse über die phylogenetische Entwickelung innerhalb dieser Pilzreihe zu ziehen sucht.

Durch den Verlauf des Teilungsvorgangs ist besonders die Uredinee Coleosporium interessant, deren Basidienform den Ausgangspunkt für die Entwickelung in der Basidiomycetenreihe bildet. Der sogen. sekundäre Basidienkern von Coleosporium verliert im Beginn der Teilung seinen Nukleolus und seinen Chromatinfaden, welcher letztere sich in eine ziemlich dichte, feinkörnige oder vielleicht feinfädige Masse verwandelt. Im Innern des Kerns wird dann ein kurz stabförmiger Körper sichtbar, der sich in derselben Weise färbt wie früher der Nukleolus. Der Körper streckt sich stark, zu einem langcylindrischen oder spindelförmigen Gebilde, in die Länge, welches schliesslich mit beiden Enden aus dem Kern herausragt. An jedem Ende des Stabes liegt eine rundliche Masse einer Substanz, welche äusserst zarte fadenähnliche Fortsätze nach allen Richtungen aussendet. In einem weiteren Entwickelungsstadium wird der Stab noch länger; der Kern schnürt sich zunächst in der Mitte ein, um sich später völlig durchzuteilen.

Bei den eigentlichen Basidiomyceten entstehen eine homogen aussehende Spindel mit spitz ausgezogenen Enden und zahlreiche in Form und Anordnung regellose Chromosomen, welche der Spindeloberfläche anhaften. Die Kernwandung kann während der Teilung erhalten bleiben oder auch schwinden.

II. Höhere Pflanzen (Pteridophyten und Phanerogamen).

Aus der mir vorliegenden Litteratur über Zellteilung bei den höheren Pflanzen will ich berichten 1. über Chromosomen und Nukleolen; 2. über die Entstehung der achromatischen Figur; 3. über die Centralkörperfrage.

1. Chromosomen und Nukleolen.

Das Verhalten der Chromosomen ist besonders im Fortpflanzungsgewebe mit Rücksicht auf die Reduktionsfrage, auf welche an dieser Stelle nicht eingegangen wird, von einer grösseren Anzahl von Forschern (Belajeff [6, 7], Calkins [20], Grégoire [52], Guignard [56, 57], Hartog [62], Mottier [102]) studiert worden. Übereinstimmungen des Reduktions-

vorgangs bei Pflanzen und Tieren sind von Haecker (58, 59) zusammengestellt worden.

Němec (107) berichtet über abnorme hyperchromatische Zellteilungen bei Pflanzen. Er fand in einer abnormen Wurzel von Allium cepa hypertrophische Zellen, deren Kerne ausserordentlich gross und chromatinreich waren. Bei der Mitose waren auffallend viele Chromosomen aufgetreten, was zu manchen Unregelmässigkeiten der Teilung Anlass gegeben hatte. Nemec erinnert daran, dass hyperchromatische Mitosen in malignen Tumoren des Menschen häufig beobachtet sind und findet es interessant, dass die pflanzliche Zelle auch in ihrer Pathologie Übereinstimmungen mit der tierischen aufweisen kann.

Den Nukleolen pflanzlicher Zellen und ihrem Verhalten während der Teilung hat Cavara (25) eine besondere Arbeit gewidmet und ist dabei zu folgendem Ergebnis gekommen. Die Nukleolen der ruhenden Kerne bestehen aus zwei Substanzen, von denen die eine, das Plastin oder Pyrenin, von besonderem Lichtbrechungsvermögen und schwach färbbar ist und die Hauptmasse des Nukleolus ausmacht; die andere, stärker färbbare, wird von Chromatin oder einer Modifikation desselben dargestellt; sie bildet um die erstere herum eine verschieden dicke Schale[1]), die häufig durchlocht oder auch netzförmig ist.

Im Beginn der Mitose, während der Ausbildung der Chromosomen, schwindet diese Schale; die Nukleolen nehmen an Volumen und Färbungsfähigkeit ab und schliesslich fragmentieren sie sich. Das heisst, nach Cavara, dass während der Prophasen dem Nukleolus das Chromatin entzogen wird, damit es zum Aufbau und zur Ernährung der Chromosomen diene; und dass nur das Plastin übrig bleibt, welches in anderer Weise zur Bildung der Spindelfasern und der Teilungsmembran verwendet wird.

Über die von Cavara erhaltenen Resultate hat eine Diskussion zwischen Longo (90, 91) und Cavara (26) stattgefunden.

Die von Strasburger vertretene Ansicht, dass die Nukleolen ein kinoplasmatisches Reservematerial für den Aufbau der Spindelfasern darstellen, wird auch von Němec (109) nach Beobachtungen an Allium bestätigt.

Von A. Zimmermann ist zuerst beschrieben worden, dass die Nukleolen in Pollenmutterzellen während der Zellteilung im Cytoplasma auftreten; diese seitdem vielfach bestätigte Thatsache ist neuerdings auch von Longo (Calycanthaceen) und von Grégoire (Lilium) beobachtet worden.

[1]) Dass die Nukleolen von einer dünnen Chromatinschale umgeben sein können, wird auch bei tierischen Zellen beobachtet; mir ist diese Erscheinung z B. von den Spermatogonien des Salamanders bekannt.

Jedoch weicht Grégoire (52) von A. Zimmermann darin ab, dass nach ihm die Nukleolen nach Ablauf einer Teilung nicht wieder in den Kern zurückkehren, sondern im Cytoplasma liegen bleiben. Wie er beschreibt, schwindet bei der ersten Teilung der Pollenmutterzellen von Lilium speciosum der Nukleolus in demselben Augenblick, wo die Kernmembran zu Grunde geht; gleichzeitig treten im Cytoplasma zahlreiche kleine Körperchen, „extranukleäre Nukleolen", auf, welche bis zum Stadium des Dyasters in der Zelle verstreut liegen bleiben. Dann heften sich diejenigen Körperchen, welche in den polaren Regionen der Zelle liegen, an die Chromosomen an, sodass diese wie mit Körnchen besät erscheinen. In der Folge entstehen durch Verschmelzung mehrerer kleiner, den Chromosomen ansitzender Körperchen grössere. Diese grossen Nukleolen lösen sich dann von den Chromosomen los und bilden einen Kranz um die Chromatinmasse herum. Sie bleiben, wenn die Tochterkerne sich mit einer Membran umgeben, ausserhalb derselben liegen; die Tochterkerne schliessen keinen einzigen Nukleolus ein.

Bei Beginn der zweiten Teilung fragmentieren sich diese extranukleären Nukleolen von neuem in zahlreiche Körnchen, welche sich ebenso wie die bei der ersten Teilung auftretenden verhalten. Von den grossen Nukleolen, welche am Ende der zweiten Teilung erscheinen, persistiert ein Teil im reifen Pollenkorn, während ein anderer Teil sich im Cytoplasma aufzulösen scheint.

Im Anschluss an Carnoy schreibt Grégoire den Nukleolen folgende Rolle bei der Teilung zu. Die Nukleolen wandeln sich nicht, wie Strasburger annimmt, direkt in Spindelfasern um, sondern setzen, indem sie ihre Nukleoalbuminsubstanzen in den Kern und die Zellsubstanz ergiessen, die Reizbarkeit des Linin- und Cytoplasmanetzes in Thätigkeit und rufen in ihnen eine starke Wachstumsbewegung hervor. Sie sind, wie sonst die „Centrosomen", welche hier fehlen, das primum movens der Teilung, wirken jedoch in einer mehr „diffusen" Weise, woraus resultiert, dass auch die Fadenanordnung, die durch ihre Substanz hervorgerufen wird, zunächst mehr verwirrt, anstatt gleich von Anfang regelmässig, ist (l'orientation . . . . est elle-même éparse et diffuse).

Auch neuerdings behaupten wieder einige Autoren, welche Centralkörper als besondere Zellgebilde beschreiben, dass genetische Beziehungen zwischen diesen und den Nukleolen vorhanden sind. Hirasé (67) berichtet von den „Attraktionssphären", welche er in der „Körperzelle" der Conifere Gingko biloba beobachtet hat (nach meiner Ansicht handelt es sich um Centralkörper), dass sie sich von dem Nukleolus allerdings hinsichtlich der

Färbung unterscheiden, ihm aber insofern gleichen, als in ihnen beiden bei Anwendung gewisser Fixierungsmittel eine Vakuolisierung auftritt. Eine genetische Beziehung zwischen ihnen wird ausserdem dadurch wahrscheinlich, dass man vor dem Auftreten der „Attraktionssphären" immer zwei Nukleolen, nach ihrem Auftreten aber nur einen einzigen findet. Hirasé glaubt, dass der Nukleolus im Kern sich löst, in gelöster Form ins Cytoplasma übertritt und hier die Attraktionssphären bildet.

Die gleiche Ansicht wird auch von Ikeno (73) mit Bezug auf die Attraktionssphären in der „Körperzelle" von Cycas revoluta vertreten.

2. Über die Entstehung der achromatischen Figur.

Durch die Arbeiten von Belajeff, Farmer, Strasburger, Osterhout, Mottier, Juel ist festgestellt worden, dass die Spindel in den Pollenmutterzellen von Pteridophyten und Phanerogamen zunächst mehrpolig angelegt und erst später zweipolig wird.

Auch Guignard (54, 55) konstatiert bei den Pollenmutterzellen von Nymphaea, Nuphar, Limodorum und Magnolia, dass die Anlage der Spindel häufig pluripolar ist. Man kann sogar behaupten, dass bei Limodorum diese Form normalerweise der bipolaren Figur vorangeht. Für die drei anderen Species ist dies nach Guignard weniger sicher; allerdings ist die Dauer des vielpoligen Zustandes hier vielleicht zu kurz, um nicht häufig der Beobachtung zu entgehen[1]).

Lawson (82) untersuchte die Entstehung der Spindel in den Pollenmutterzellen von Cobaea scandens unter besonderer Berücksichtigung der frühesten Entwickelungsstadien der Spindelfasern. Im Beginn der Teilung häuft sich nach Lawson eine körnige Substanz in der Umgebung des Kerns in Gestalt einer breiten Zone, eines „Perikaryoplasmas" (Lawson), an Darauf schwindet die Kernmembran. Die Stelle des früheren Kerns wird nunmehr von einem Netzwerke eingenommen, welches sich auf Kosten des Linins und eines Teiles des Perikaryoplasmas gebildet hat und in seinem Innern die Chromosomen beherbergt. Dieses Netzwerk wächst in einzelne Hervorragungen aus, welche zu den Kegeln der multipolaren Spindel werden; die Spindelfasern bilden sich, indem die Maschen des Netzwerkes sich in der Richtung der Hervorragungen verlängern. Die multipolare Spindel wird schliesslich bipolar, indem ihre Kegel in der-

[1]) Bei Nymphaea zeigt die zweipolig gewordene Spindel folgendes bemerkenswerte Verhalten. Infolge der exzentrischen Lage des Kerns entsteht sie ganz an der einen Seite der rundlichen Zelle. Indem sie in die Länge wächst, beginnt sie sich mehr und mehr zu krümmen, wobei sie der Biegung der Zellwand folgt. Schliesslich nimmt sie die Form eines Halbmonds, zuweilen auch die eines S an; während die Chromosomen sich an die Pole begeben, streckt sie sich wieder gerade.

selben Weise, wie es von Osterhout bei Equisetum beschrieben ist, zu zwei Gruppen verschmelzen.

Grégoire (52) giebt von der Spindelbildung in den Pollenmutterzellen der Liliaceen folgende Schilderung. Im Beginn der Mitose erfährt das Liningerüst des Kerns, welches nach dem Verfasser „autonom" sein, d. h. unabhängig von dem chromatischen Knäuel, neben diesem, bestehen soll, unter dem Einflusse der Nukleolarsubstanz (vergl. pag. 461) ein beträchtliches Wachstum. Nach Schwund der Kernmembran dringt das Fadenwerk des Cytoplasmas[1]) in die Kernhöhle ein und verbindet sich mit dem Liningerüst zu einem gemeinsamen Reticulum. Dieses Reticulum, zu dessen Aufbau auch die Kernmembran beizutragen scheint, bildet sich durch Orientierung seiner Fäden in die Spindel um. Bestimmte Balken des Reticulums lösen sich von ihren Anastomosen, werden frei und streben dahin sich mehr oder weniger gerade anzuordnen. Schliesslich gruppieren sie sich unter einander in der Weise, dass sie nach zwei entgegengesetzten Polen konvergieren; damit ist die Spindel fertig.

Dass auch in den Zellen des Embryosacks bei der Teilung zunächst mehrpolige Spindeln entstehen, ist durch Beobachtungen von Mottier (102) festgestellt worden.

Nach seiner Beschreibung treten bei der Teilung der Embryosackmutterzelle von Lilium um den Kern Fasern (Kinoplasmafasern) auf, welche in ihrer Anordnung gewisse Verschiedenheiten aufweisen. In einigen Fällen verlaufen sie fast gleichmässig vom Kern aus, in anderen zeigen sie die Tendenz, sich auf zwei Seiten (Chalaza- und Mikropylenseite) in grössern Mengen anzusammeln, oder sie können einen mehr oder weniger unregelmässigen Filz um den Kern herum bilden. Bei dem Verschwinden der Kernwandung dringen sie in die Kernhöhle ein, wobei ein Spindelfaserkomplex mit sehr vielen Polen entsteht, in welchem die Chromosomen unregelmässig angeordnet liegen. Bald darauf macht sich eine Bipolarität des Spindelfaserkomplexes geltend, und schliesslich ist derselbe in die typische zweipolige Spindel umgewandelt, wobei die Chromosomen regelmässig in der Äquatorialplatte angeordnet werden.

Nach Němec (106, 119, 100) ist nun aber das Auftreten pluripolarer Spindelanlagen durchaus auf das Fortpflanzungsgewebe der höhern Pflanzen beschränkt. Im vegetativen Gewebe dagegen entsteht die

[1]) Eine Unterscheidung zwischen einem „Trophoplasma" und einem „Kinoplasma" (Strasburger) ist nach Grégoire nicht möglich.



Spindel überall, wo Nemec es untersuchte, von Anfang an sicher bipolar aus einem ovoidalen, den Kern umgebenden Gebilde.

Eine Liste derjenigen Pflanzen, bei welchen dieser Modus der Spindelbildung konstatiert wurde, wird 110, pag. 2 gegeben; sie ist sehr reichhaltig und enthält Repräsentanten fast aller Klassen.

Němec giebt dann in 109 eine detaillierte Beschreibung der Spindelbildung im vegetativen Gewebe, wobei er die Kernteilungen in der Wurzelspitze der Zwiebel (Allium cepa) als Paradigma wählt. Hier erscheint im Beginn der Teilung in der Umgebung des Kerns ein hyaliner Hof (Periplast, Němec), der jedoch von Anfang an nicht rund, sondern bipolar, d. h. ellipsoid oder ovoidal ist. Zuweilen sind auch nur zwei kappenförmige Gebilde an zwei gegenüberliegenden Kernpolen sichtbar. Indem dieses ellipsoide oder ovoidale Gebilde heranwächst, wird an ihm eine meridionale Streifung erkennbar. Dieselbe rührt von Fasern her, welche im Innern des Gebildes, aber dicht unter seiner Peripherie, häufig noch vor Schwund der Kernmembran auftreten. Němec bezeichnet sie als „Centralspindelfasern". An der Peripherie des Gebildes selbst entwickeln sich Fasern, welche zu „Mantelfasern" werden. Sobald die Mantelfasern mit den Chromosomen in Berührung kommen, „richten sie sich auf" (sodass sie in eine der Spindelachse parallele Lage kommen); dadurch geht die an den Polen abgerundete Gestalt der ganzen Figur verloren.

Weiter giebt Němec (110) einen vorläufigen Bericht über Versuche, welche auf den von ihm konstatierten Unterschied zwischen den Prophasen der Kernteilung im vegetativen und Fortpflanzungsgewebe einiges Licht sollen werfen können. Es gelang Němec, die ursprünglich im intakten Gewebe ovoidalen oder ellipsoiden „Periplaste" in eine kugelige Form zu bringen, dadurch, dass er die Turgescenz der betreffenden Zellen auf dem Wege der Chloroformierung oder der Plasmolyse aufhob. Dieser Umstand, dass der „Periplast" im Gleichgewichtszustand, d. h. bei Aufhebung der Turgescenz Kugelform annimmt, beweist nach Němec, dass wir es hier mit einer Flüssigkeit zu thun haben; der Umstand, dass durch Turgescenz der Periplast deformiert wird, sowie die Art dieser Deformierung lässt auf das Vorhandensein von lateralen mechanischen Kräften schliessen, die wohl im allgemeinen Zug und Druck sein werden.

Zug und Druck üben, wie schon Kny durch Versuche gezeigt hat, auf die Teilungsachse einen orientierenden Einfluss aus. Diesen beiden Momenten könnte auch im normalen vegetativen Gewebe eine hervorragende Rolle bei der Bestimmung der Teilungsachse zukommen. Thatsächlich lässt sich ein Druck, den turgescente Zellen auf einander ausüben, überall im

vegetativen Gewebe nachweisen. Zug kann leicht durch Differenzen im Turgor und durch Membranelastizität hervorgebracht werden.

Lässt man die Zellen längere Zeit in plasmolysiertem Zustand, ohne dass dieselben absterben oder allzusehr affiziert werden, so findet man nach Němec multipolare Figuren, allerdings nur Anfangsstadien, welche denjenigen, die im sporogenen Gewebe vorkommen, ähnlich sind. Die Zellen der sporogenen Gewebe zeichnen sich aber dadurch aus, dass sie fast frei liegen, ohne grössern Druck auf einander auszuüben oder einem solchen ausgesetzt zu sein.

Schaffner (127), welcher ebenfalls die Zellteilung in der Wurzelspitze von Allium cepa untersucht hat, stimmt mit Němec darin überein, dass die Spindel hier von Anfang an bipolar ist. Jedoch weicht seine Darstellung der Spindelbildung erheblich von derjenigen Němecs ab, besonders insofern, als nach ihm „Centrosphären" (vergl. unten) dabei beteiligt sind. Nach Schaffner entsteht die Spindel auf dem Spiremstadium in Gestalt zweier kuppelförmiger Vorragungen, welche auf entgegengesetzten Seiten des Kerns liegen. An ihren Enden finden sich deutliche „Centrosphären". Diese entfernen sich immer mehr von einander, wobei sie die Spindel in ein scharf zugespitztes bipolares Gebilde ausziehen.

In gleicher Weise wird die Entstehung der Spindel in den Zellen der Keimlinge von Pinus laricio und silvestris von Fulmer (49), einem Schüler Schaffners, beschrieben.

3. Die Centralkörperfrage.

Nachdem Guignard zuerst 1894 Centralkörper und Attraktionssphären bei Lilium beschrieben hatte, sind Strasburger und seine Mitarbeiter, Osterhout, Mottier, Juel 1897 zu dem Resultat gekommen, dass den Pteridophyten und Phanerogamen „Centrosomen" oder ähnliche Bildungen abgehen (vergl. den vorigen Bericht pag. 303).

Mottier (102), welcher in seiner ersten Arbeit nur die Pollenmutterzellen von Lilium untersucht hatte, hat neuerdings auch die Zellen der Embryosackanlage dieser Pflanze vorgenommen; er versichert auf das bestimmteste, dass auch hier Centralkörper und Centrosphären, wie sie von Guignard beschrieben wurden, nicht vorhanden sind.

Fischer (46) fand bei einer Nachuntersuchung der Pollenmutterzellen von Liliaceen im Cytoplasma Gebilde, die ihrem Aussehen und ihrer Grösse nach sicher den Attraktionssphären entsprechen, die Guignard beschrieben hat: stark gefärbte Körnchen, welche von einer farblosen Zone umgeben sind. Nach Fischer handelt es sich hier aber zweifellos nicht um Central-

körper, sondern um ausgestossene Nukleolen, die bis zur Spiegelfärbung[1]) differenziert sind. In dieselbe Kategorie gehören auch die Sphères directrices in den sporogenen Zellen von Psilotum, welche Karsten bereits als Nukleolen angesprochen hat. Um eine Erklärung dafür zu finden, wie Nukleolen in die Polstellung gelangen, wird man nach Fischer darauf achten müssen, ob der Kern sich bei der Teilung nicht zuerst an den zukünftigen Spindelpolen öffnet; dann wäre die Bedingung gegeben, dass aus dem Kern ausgestossene Körperchen in die reguläre Lage der „Centralkörper" einrücken könnten, ohne besondere Organe zu sein.

Auch Grégoire (52) stellt das Vorhandensein von Centralkörpern bei Liliaceen in Abrede und erklärt die von Guignard beschriebenen Gebilde für extranukleäre Nukleolen.

Lawson (82) konnte in den Pollenmutterzellen von Cobaea scandens keine Gebilde auffinden, die mit „Centrosomen" hätten identifiziert werden können.

Němec hat die Kernteilung im vegetativen Gewebe bei einer grossen Reihe von Gefässpflanzen (106, 109, 110), am eingehendsten in der Wurzelspitze der Zwiebel (Allium cepa) untersucht, hat aber nirgends „Centrosomen" beobachtet.

Im Gegensatz zu den eben citierten Autoren hält Guignard (54, 55) daran fest, dass bei den höhern Pflanzen Bildungen vorkommen können, deren Rolle dieselbe ist, wie diejenige der analogen Körper, welche bei den niedern Pflanzen und den Tieren beobachtet worden sind.

Gegenüber den Angriffen, welche seine Schilderung der Centralkörper und Attraktionssphären bei Lilium erfahren hat, beschränkt er sich allerdings auf folgende Erklärung: Seit meinen ersten Untersuchungen an Lilium, sagt er, habe ich besonders im Embryonalsack dieser Pflanze Körper von körniger Beschaffenheit wiedergefunden, welche von einem hellen Hof oder einer verdichteten, stärker als das umgebende Cytoplasma färbbaren Substanz umgeben waren; dies sind die Attraktionssphären, welche ich beschrieben hatte .... An Stelle eines Körperchens im Centrum habe ich oft mehrere ausserordentlich kleine gesehen. Es ist sicher, dass man in einer grossen Anzahl von Fällen nichts oder fast nichts deutlich unterschiedenes wahrnimmt; aber es giebt andere, wo der Zweifel schwindet und ich glaube, dass in dieser Frage eine positive Beobachtung einen ganz andern Wert hat als eine negative.

[1]) „Spiegeldifferenzierung" (Fischer) wird durch stärkere und längere Wirkung der entfärbenden Lösungen hervorgerufen; dabei tritt wie bei einer Schützenscheibe ein allein noch gefärbtes Centrum (oder ein Spiegel) hervor, welches von einem entfärbten Rand umgeben ist.

Neu untersucht hat Guignard die Kernteilung besonders in den Pollenmutterzellen von Nymphaea, Nuphar, Limodorum und Magnolia. Er findet, dass hier an den Spitzen der polycentrischen Figur, deren Auftreten demjenigen der bipolaren Spindel vorhergeht, häufig entweder kleine Anhäufungen einer körnigen, stärker färbbaren Substanz oder auch deutlicher abgegrenzte Körperchen liegen. Andere Male fehlen allerdings derartige Bildungen; jedoch scheint es Guignard unmöglich, sie dort, wo sie vorhanden sind, als beliebige Körnerbildungen des Cytoplasmas anzusprechen. Dass es Nukleolen seien, ist nach ihm dadurch ausgeschlossen, dass man sie zu einem Zeitpunkt findet, wo die Membran des Kerns und die Nukleolen in seinem Innern noch intakt sind.

Wenn die bipolare Spindel sich gebildet hat, beobachtet man an ihren Enden ein oder auch mehrere kleine Körperchen, die z. B. bei Nymphaea häufig noch von einer besonderen, stärker als das übrige Cytoplasma färbbaren Hülle umgeben sind.

Bei Nymphaea, Limodorum und Magnolia beobachtete Guignard auch Polstrahlungen, und zwar selbst dann, wenn besondere Körperchen an den Polen nicht dargestellt waren. Nach der Bildung der Tochterkerne werden Polstrahlungen und „Centrosomen“ undeutlich. Guignard hält es für möglich, dass die „Centrosomen“ sich zwischen zwei auf einander folgenden Teilungen zerlegen und in der Zelle verteilen, und dass die Teilchen sich später zuerst in mehreren, dann in zwei Centren sammeln.

Ich für meine Person zweifle ebenso wenig wie Flemming (vergl. diese Ergebnisse, Bd. 6, 1896, Wiesbaden 1897, pag. 241) daran, dass Centralkörper bei den höheren Pflanzen existieren. Den eben referierten Beobachtungen von Guignard möchte ich jedoch in dieser Beziehung noch keine absolute Beweiskraft beimessen. Jedenfalls erscheint es, wie auch Guignard selbst andeutet, auffällig, dass dieselben Gebilde, welche sich bei tierischen Zellen stets unter demselben Bilde präsentieren, bei den von ihm untersuchten Objekten unter so sehr verschiedenen Formen bald als körnige Massen bald als ein oder mehrere Körperchen auftreten.

In vegetativen Zellen höherer Pflanzen sind Centralkörper von Schaffner und von Fulmer beschrieben worden; vergl. dagegen Němec, oben pag. 466.

Schaffner (127) giebt an, bei ruhenden Zellen der Wurzelspitze von Allium cepa in einer Delle des Kerns zwei von einem hellen Hof umgebene Körper gefunden zu haben, welche nach ihm nur „Centrosphären“ sein können (they are to all intents and purposes centrospheres). Im Beginn der Teilung rücken dieselben auf der Kernmembran auseinander, bis sie entgegengesetzte Pole des Kerns erreicht haben. Darauf entfernen

sie sich von der Kernmembran, wobei zwischen ihnen und der letzteren die Anlagen der achromatischen Spindel als zwei kuppelförmige Vorragungen auftreten. Die an den Spindelpolen liegenden Centrosphären sind von einer Strahlung umgeben; sie werden später mehr „prominent", wahrscheinlich durch ein Wachstum, welches ihrer Teilung vorangeht. Gewöhnlich teilt sich zuerst (während der Metakinese) das im Innern der Centrosphäre gelegene Korn („Centrosom", Schaffner). Auf dem Dyasterstadium haben sich meistens auch die Centrosphären geteilt; die Strahlungen treten nunmehr deutlicher als in den früheren Stadien hervor. Nachdem die Tochterkerne sich gebildet haben, findet man in den polaren Dellen häufig zwei „ausserordentlich deutliche" Centrosphären.

Fulmer (49) beschreibt, dass in sich teilenden Zellen der Keimlinge von Pinus laricio und silvestris „Centrosomen" als kleine aber deutliche Körper an den Spindelpolen liegen. Zuweilen sind sie von einem hellen Hof umgeben, an welchem die Spindelfasern endigen. Andere Male fehlt ein solcher Hof; die Spindelfasern scheinen dann an den Centrosomen direkt anzusetzen.

Welche Stellung man auch immer zu den Centralkörperbefunden von Guignard, Schaffner und Fulmer einnehmen möge, nach den Beobachtungen von Webber (144, 145), Hirasé (67) und Ikeno (73) bei Gymnospermen und denen von Shaw (131) und Belajeff (8) bei Pteridophyten ist ein Zweifel an der Existenz von Centralkörpern bei den höheren Pflanzen meines Erachtens nicht mehr möglich.

Hirasé (67) hat bei Gingko biloba, einer Konifere, die Entwickelung einer im Innern des Pollenkorns gelegenen Zelle, der „Körperzelle" untersucht, deren Tochterzellen sich zu Spermatozoiden umwandeln. Die „Körperzelle" nimmt bald nach ihrer Entstehung eine ellipsoidische Form an. Auf der langen Achse des Ellipsoids treten ganz in der Nähe des Kerns zwei homogene Kügelchen auf. Nach einiger Zeit beginnen sie vom Kern abzurücken und sich den beiden Polen der Körperzelle zu nähern. Während dieser Wanderung vergrössern sie sich und umgeben sich mit einer deutlichen Strahlung. Bei der Teilung nehmen sie nicht die Pole der Spindel sondern, wie zuvor, diejenige der „Körperzelle" ein; ihre Verbindungslinie fällt mit der Längsachse der Teilungsfigur zusammen.

Beobachtungen, die in der Hauptsache mit denen Hirasés völlig übereinstimmen, machte Ikeno (73) an der „Körperzelle" einer Cycadacee, Cycas revoluta.

An der Centralkörpernatur der von Hirasé und Ikeno beobachteten Körperchen könnte man vielleicht aus dem Grunde zweifeln, weil sie bei

der Teilung nicht an den Enden der Spindel sondern in grosser Entfernung von diesen auf der Spindelachse liegen; jedoch ist mir ein ähnlicher Fall, den ich demnächst mitteilen werde, schon seit längerer Zeit, von tierischen Zellen (Samenzellen von Myriopoden) bekannt.

Dass es sich bei den in Rede stehenden Körperchen thatsächlich um Centralkörper handelt, geht meiner Ansicht nach mit Bestimmtheit aus ihrem Verhalten bei der Spermatogenese hervor, welches von Webber (bei Zamia), Hirasé und Ikeno studiert wurde; dasselbe zeigt mit demjenigen der Centralkörper tierischer Spermatiden, welche sich in Samenfäden umwandeln, eine unverkennbare Übereinstimmung[1]). Allein auf Grund dieser Übereinstimmung müssen meines Erachtens auch die von Shaw bei Wasserfarren (Marsilia) und von Belajeff bei Equisetaceen beschriebenen Gebilde als Centralkörper gedeutet werden.

An dieser Stelle sei zum Schlusse noch über eine Arbeit von Němec (108) berichtet, welcher, von der Voraussetzung ausgehend, dass in den Zellen der höheren Pflanzen die „Centrosomen" thatsächlich fehlen, die Kernteilungen mit und ohne „Centrosomen" zu vergleichen sucht. Er kommt zu dem Resultat, dass da, wo das Centrosoma fehlt, der Kern die Funktionen desselben ausübt. In einer befruchteten tierischen Eizelle, welche sich zur Teilung anschickt, treten um das „Centrosom" radiär verlaufende Fasern auf; da, wo das Centrosom fehlt, wie in den Zellen der höheren Pflanzen, entwickelt sich eine Plasmastrahlung um den Kern. In der tierischen Eizelle sammelt sich im Lauf der Teilung um die Centralkörper ein eigenartiges Plasma (Periplast, Centrosphäre) an, aus dem (nach Němec) das Faserwerk der achromatischen Figur hervorgeht. In Zellen dagegen, die kein Centrosom besitzen, häuft sich derartiges Plasma um die Kerne an; aus dieser Ansammlung differenziert sich ein hyalines Gebilde, in welchem das Faserwerk der achromatischen Figur polycentrisch (Fortpflanzungsgewebe) oder bipolar (vegetatives Gewebe) sich entwickelt.

---

[1]) Vergl. hierzu auf tierischem Gebiet die Arbeiten von: B. Suzuki, Notiz über die Entstehung des Mittelstücks der Samenfäden von Selachiern. Anat. Anz. Bd. 15. 1898; K. v. Korff, Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54. 1899; Fr. Meves, Über Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50. 1897; Derselbe: Über das Verhalten der Centralkörper bei der Histogenese der Samenfäden von Mensch und Ratte. Verh. d. anat. Ges., Kiel 1898; Derselbe, Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54. 1899.

D. Metazoen.

I. Chromosomen und Nukleolen.

I. Chromosomen.

Eine Besprechung der Reduktionsfrage liegt nicht im Rahmen dieses Berichtes; auf die bezüglichen Teile der Arbeiten von Carnoy und Lebrun (23), Haecker (59, 60), v. Lenhossék (86), Lukjanow (92), Montgomery (99, 100), Paulmier (113), Rawitz (117), Sabaschnikoff (127), Van der Stricht (139), Wheeler (146), Wilcox (147) gehe ich daher nur dann ein, wenn das geschilderte Verhalten des Chromatins über die Reduktionsfrage hinaus Interesse bietet.

Eismond (38) fand in sich teilenden Blastomeren des Axolotleies neben den typischen kompakten Kernschleifen solche, die bei Beobachtung mit schwächeren Systemen das Aussehen hohler, bezw. durch eine helle Substanz erfüllter Röhren darboten. Bei stärkerer Vergrösserung zeigte es sich, dass die Röhren durch mehr oder weniger dicke Querwände gekammert waren, die in annähernd gleichen Abständen auf einander folgten; die Chromosomen hatten infolge davon ein quergestreiftes Aussehen. Zuweilen waren die durch die Querwände abgeteilten Kammern zu rundlichen Vakuolen aufgebläht; die Chromosomen hatten dann Rosenkranzform. — Es fanden sich also hier an demselben Objekt, an Zellen desselben Entwickelungsstadiums und bei derselben Behandlung, Strukturen, welche mit denjenigen übereinstimmen, wie sie von verschiedenen Autoren, Balbiani, Strasburger, Carnoy u. a. bei verschiedenen Objekten beschrieben worden sind. Nach Eismond handelt es sich nun aber bei den von ihm beobachteten Chromosomen sicher um solche, welche durch Imbibition mit Kernsaft vorzeitig in den Ruhezustand übergegangen sind. Eismond meint daher, dass es auch bei den von den Autoren beschriebenen Chromosomstrukturen am natürlichsten sei, einen besonderen Zustand der Chromosomen vorauszusetzen, der „vielleicht normal, zuweilen physiologisch, andere Male accidentell und sogar pathologisch" sei. Jedenfalls solle man nicht, von der Beobachtung vereinzelter Zustände ausgehend, in diesen eine typische Strukturform der Chromosomen sehen wollen.

In Bezug auf die Bildungsweise der Chromosomen entwickelt Eismond weiter folgende eigentümliche Ansichten. Die Mitose besteht nach ihm in einer physiologischen Zerstörung der Kernstruktur, während welcher das Chromatin sich in besonderen Massen sammelt, die nach Art von Bächen im achromatischen Gerüst des Kerns zusammenfliessen. Die Chromosomen sind nichts anderes als Ströme von verdichtetem Chromatin. Die Bildung

der Tochterchromosomen und ihre Trennung resultiert daraus, dass ein ursprünglich einfaches Chromosom in symmetrischer Weise nach den Polen „abfliesst".

Die vorzeitige Längsspaltung der Chromosomen, welche bekanntlich bereits im Knäuelstadium zur Beobachtung kommt, bildet nach allgemeiner Annahme die Grundlage für die gleichmässige Verteilung des Chromatins auf die Tochterkerne; nach Eismond dagegen hat sie mit diesem Phänomen nichts zu thun, sondern repräsentiert nur ein vorübergehendes Strukturverhältnis.

Eismond führt für diese Ansicht drei Gründe an, die sich unschwer widerlegen lassen.

Erstens, meint er, sei es unmöglich, im Fall einer multipolaren Mitose der vorgängigen Längsspaltung den Wert eines die gleichmässige Verteilung des Chromatins regulierenden Prinzips zuzuerkennen, da sich dann ja ein Chromosom in mehr als zwei Tochtersegmente teile; in dem Fall, dass drei Pole und vier Chromosomen vorhanden seien, könne eine gleiche Chromatinverteilung nur zustande kommen, wenn ein Chromosom sich in drei Tochtersegmente spalte. — Hierauf ist zu erwiedern, dass die multipolare Mitose eine Abnormität darstellt und dass die Voraussetzung, dass es dabei zu einer gleichen Chromatinverteilung kommen muss, irrtümlich ist. In einem mir aus der Litteratur bekannten Fall, in dem entsprechend dem von Eismond gewählten Beispiel drei Pole und vier Chromosomen vorhanden sind (Th. Boveri, Zellenstudien, Heft 2, Jena 1888, Taf. 5, Fig. 85) geht der eine Pol überhaupt leer aus. Auch bei der multipolaren Mitose teilen sich die Chromosomen, soweit mir bekannt ist, in nur zwei Tochtersegmente.

Zweitens führt Eismond an, dass nach Boveri bei Pterotrachea die Chromosomen des abgeschnürten ersten Richtungskörpers sich der Länge nach spalten, ohne dass eine Teilung nachfolgt; daraus, meint er, ginge hervor, dass die Verdoppelung der Chromosomen weder mit der gleichen Verteilung des Chromatins noch mit der Teilung selbst etwas zu thun hat. — Nun ist es aber bekannt, dass der abgeschnürte erste Richtungskörper sich in vielen Fällen noch einmal teilt; bei Pterotrachea wird diese Teilung offenbar durch Längsspaltung der Chromosomen vorbereitet, kommt aber nicht zur Ausführung.

Schliesslich beruft sich Eismond auf eine Beobachtung von Buscalioni, welche von A. Zimmermann[1]) mitgeteilt wird. Buscalioni fand im Embryosack-Wandbelag von Vicia faba einen hantelförmig ein-

[1]) A. Zimmermann, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Jena 1896. pag. 77.



geschnürten Kern, welcher sich im Spiremstadium befand und dessen Chromosomen Längsspaltung zeigten. A. Zimmermann nimmt an, dass der Kern im Begriff ist, sich amitotisch zu teilen; wenn dies richtig ist, würde also auch bei der Amitose eine Längsspaltung von Chromosomen zu beobachten sein. Thatsächlich ist diese Annahme jedoch durchaus nicht bewiesen; auch in tierischen Geweben kommen gelegentlich eingeschnürte Kerne im Spiremstadium zur Beobachtung, die sich aber später auf dem Wege der Mitose teilen.

Die Gründe Eismonds sind demnach nicht derart, dass sie die allgemein verbreitete Ansicht von der Bedeutung, welche der Längsspaltung zukommt, erschüttern könnten.

Lavdowsky sucht in einer gemeinsam mit Tischutkin ausgeführten Untersuchung (81) zu zeigen, dass die Zellen der Keimhaut des Hühnereies aus den weissen Dotterkugeln hervorgehen. In diesen letzteren lassen sich nach den Verfassern ganz zweifellos Chromatinablagerungen nachweisen, aus welchen sich besonders während der Bebrütung Mitosen entwickeln. Die weissen Dotterkugeln sind ihrerseits Abkömmlinge der gelben; in diesen treten zuerst Körnchen von Chromatin auf, indem sie sich aus der übrigen Dottermasse wie etwa Krystalle oder Niederschläge ausscheiden. Nach Lavdowsky und Tischutkin lehren diese Befunde, dass Zelle und Kern in gewissen frühsten Entwickelungsstadien „keine morphologische, sondern eine rein chemische Urquelle" haben.

Ich erinnere daran, dass Lavdowsky schon früher behauptet hat, dass bei Eiern, die mit ausreichend entwickeltem Dotter versehen sind, die Dotterplättchen das Hauptmaterial für die Zunahme des Chromatins der Zellkerne und damit für die Teilungsfigur liefern (vergl. Flemmings Bericht, Bd. 4, 1894, Wiesbaden 1895, pag. 439).

Dass in den Dotterkügelchen der verschiedensten Tiere thatsächlich Körnchen einer Substanz vorkommen, die sich bei Anwendung vieler Tinktionsmittel ebenso färbt, wie das Chromatin, ist wohl zweifellos; eine Beziehung zwischen diesen Körnchen und den Kernen der Keimzellen müsste aber, um glaubhaft zu erscheinen, wohl erst in überzeugenderer Weise dargethan werden.

Carnoy und Lebrun waren in zwei vorhergehenden Arbeiten zu dem Resultat gekommen, dass bei urodelen Amphibien die Chromosomen der Richtungsteilungen nicht, wie Rückert, Born u. a. angegeben hatten, von dem primitiven Kernfaden abstammen, sondern vielmehr, wie O. Schultze bereits behauptet hatte, zerfallenden Nukleolen ihre Herkunft verdanken. In der vorliegenden Arbeit (23) wird nun der Bildungsprozess der Chromosomen im einzelnen geschildert.

Im Beginn der ersten Richtungsteilung ist die Zahl der Nukleolen ausserordentlich wechselnd. Zuweilen sind Nukleolen überhaupt nicht mehr vorhanden, sondern nur noch durch ihre Zerfallsprodukte repräsentiert, welche in Fäden, Kügelchen und Körnchen bestehen. Die Zahl der Fäden ist sehr verschieden; es kommt sogar vor, dass man in dem Kern nur Kügelchen und Körnchen findet.

Diese nukleolären Zerfallsprodukte häufen sich nun an einer ganz bestimmten Stelle an, welche Carnoy und Lebrun, da sie gleichzeitig auch den Ort der Spindelbildung bezeichnet, „plage fusoriale" nennen wollen.

Diese plage fusoriale ist entweder eine Knospe, welche sich von dem übrigen Kern abschnürt; oder aber ein kleines im Kerninnern gelegenes Territorium, das durch eine Membran abgegrenzt ist; noch andere Male wird sie durch eine grosse Vakuole oder aber durch einen meistens cylindrischen Raum dargestellt, welcher den Kern quer durchsetzt und sich durch die Zartheit seines Fadengerüstes und die besondere Anordnung desselben von dem übrigen, vakuolisierten, gröberen Karyoplasma unterscheidet.

An diesen Stellen konzentrieren sich die Nukleolen bezw. ihre Zerfallsprodukte und verschmelzen verschiedene Male nach einander, bis sie schliesslich voluminöse Massen bilden, deren Zahl zwölf beträgt; oder aber sie verschmelzen zu einer einzigen Masse, welche sich dann hinterher verschiedene Male teilt, um die Bildung der definitiven zwölf Blöcke herbeizuführen. Aus diesen Befunden resultiert, dass die Chromosomen komplexe Gebilde sind, da sie von einer oft beträchtlichen Anzahl mit einander verschmolzener Elemente gebildet werden; dass sie neue morphologische Wesenheiten darstellen und nicht mit den primitiven Chromosomen der Ovocyte identifiziert werden dürfen.

Die auf diese Weise entstandenen Chromosomen führen nach Carnoy und Lebrun im weiteren Verlauf der ersten Reifungsteilung, nachdem sie ihre Wanderung gegen die Pole bereits angetreten haben, merkwürdige „retrograde" Bewegungen aus, wie sie bisher noch nirgends beobachtet wurden. Dieselben sind jedoch ohne Abbildungen kaum verständlich zu machen, sodass ich mich mit diesem Hinweis begnügen möchte.

Wheeler (146) giebt an, dass in den Pronukleis des Myzostomaeies 12 Paare kleiner stark färbbarer Körnchen auftreten. Die Körner jedes Paares wachsen, aber in ungleicher Weise, sodass eines beträchtlich grösser als das andere wird. Die grossen Körner sollen zu den Nukleolen der Pronuklei werden, die kleinen dagegen sich in „Karyomikrosomen" zerlegen, welche sich in Strängen anordnen, die später die Chromatinschleifen der Furchungsspindel bilden.

Eisen (37) untersuchte die Bildung der Chromosomen in den Spermatogonien von Batrachoseps, einem in Kalifornien häufigen Batrachier, und fand, dass die Netzknoten des Chromatingerüstes (Chromoplasten, Eisen) diesem Vorgang in eigentümlicher Weise gleichsam präsidieren.

Der ruhende, polymorphe Kern einer Spermatogonie enthält ausser einem Nukleolus („Lininoplasten") eine Menge gleich grosser durch Linin verbundener Chromatinkörner oder Chromiolen und einen oder mehrere runde oder längliche Netzknoten oder Chromoplasten. Das erste Zeichen der beginnenden Mitose besteht nun darin, dass die Chromatinkörner oder Chromiolen sich um den Netzknoten, wie von diesem angezogen, in radiären Strängen anordnen. Diese Stränge werden von Eisen als Leiter (leaders) bezeichnet; ihre Anzahl entspricht derjenigen der Chromosomen. In den Leitern liegen die Chromiolen zunächst in einer einfachen Reihe, später aber in Gruppen von dreien („Chromomeren"). Die Leiter werden von einem dünnen Häutchen von „Chromoplasma" oder Netzknotensubstanz umhüllt.

Auf einem darauf folgenden Stadium spalten sich die Leiter der Länge nach, bleiben aber dabei an ihrem einen Ende noch durch den Netzknoten in Zusammenhang. Die Spaltung wird damit eingeleitet, dass jedes der drei Chromatinkörner einer Chromomere sich in zwei teilt, sodass jede Chromomere unmittelbar vor der Spaltung sechs Chromatinkörner enthält. Wenn die Leiter sich später von einander trennen, bleibt jedem derselben an dem einen Ende ein Stück eines Netzknotens (erkennbar an den stark lichtbrechenden Körnchen, welche es enthält) anhaften.

Eisen hat Chromiolen und Chromoplasten an allen von ihm untersuchten Zellarten aufgefunden, welche imstande waren, sich mitotisch zu teilen. Die Zahl der Chromiolen ist bei jeder Species konstant. Bei Batrachoseps enthält das vollendete Chromosom 6 Chromomeren, jede Chromomere 6 Chromiolen; das macht für jedes Chromosom 36 und für den ganzen Kern 432 Chromiolen.

v. Lenhossék (86) beschreibt, dass die Chromosomen in den Spermatocyten der Ratte in der zuerst von Flemming bei Salamandra beobachteten Ringform auftreten. Die Art und Weise, wie diese Ringe an die Spindel heranbezogen werden, führt ihn zu folgenden Schlüssen: erstens, dass die Chromosomen bei diesem Vorgang wirklich einer mechanischen Einwirkung, nicht nur einem in bildlichem Sinn gemeinten, sondern einem wirklichen Zug unterworfen sein dürften; zweitens, dass sie von dehnbarer, zäher, aber doch elastischer Beschaffenheit sein müssen. v. Lenhossék weist darauf hin, dass beide Schlüsse mit meinen Beobachtungen bei Salamandra übereinstimmen.

Nach Beobachtungen von Van der Stricht (139) am Thysanozoonei können die Chromosomen der ersten Reifungsspindel, welche während mehrerer Wochen oder Monate bestehen bleibt, in dieser Zeit nicht nur Veränderungen der Form, sondern auch der Struktur erleiden. Die Strukturveränderungen bestehen in einer Dickenzunahme, wobei das Chromatin sich mehr und mehr an der Peripherie anhäuft und eine doppelt konturierte Membran bildet, welche eine homogene, weniger färbbare Substanz umgrenzt. Diese letztere bietet zuweilen Zeichen einer „pseudoalveolären" Struktur. Man begegnet in ihr Körnern, welche durch Osmiumsäure geschwärzt werden und sich in Terpentin lösen, also möglicherweise Fett darstellen. Zuweilen sind die Strukturveränderungen von einer Aufblähung der Chromosomen begleitet; dann nehmen diese Bläschenform an und nähern sich in ihrem Aussehen Kernen, welche zur Ruhe zurückkehren.

Nach Rawitz (117) bietet das Verhalten des Chromatins bei der ersten Reifungsteilung der Selachier folgende Besonderheiten.

Zunächst giebt Rawitz an, dass die Spaltung der Chromosomen erst nach Ausbildung der Asterform eintritt. Dies ist sicher unzutreffend. Die Längsspaltung tritt bei Selachiern wie bei Salamandra schon im Stadium des lockeren Knäuels auf, wie ein Blick auf Moore's[1]) Figuren 38, 40, 41 lehrt und wie ich nach eigener Kenntnis des Objekts bestätigen kann.

In der Asterform bildet das Chromatin ferner nach Rawitz „längliche abgerundete und gegen die Spindel leicht konkav gebogene Stäbe". „Chromatinschleifen," sagt er, „wie solche nach den Angaben von Moore und F. Hermann vorkommen sollen, habe ich nie gesehen; die Chromatinringe, die Moore erwähnt, sind wahrscheinlich, wie dies schon Meves vermutet hat, auf Verklumpungsfiguren zurückzuführen." In Bezug auf mich scheint hier bei Rawitz ein Missverständnis vorzuliegen. Ich habe nicht die Ringe, welche die einzelnen Chromosomen auf dem Asterstadium bilden, sondern die Chromatinringe, zu welchen die sämtlichen Chromosomen der Tochterkerne untereinander verschmelzen sollen, als Kunstprodukte in Zweifel gezogen.

Am Ende der ersten Reifungsteilung, beim Übergang zum Ruhezustand, soll nach Rawitz eine „Reduktion" des Chromatins auf folgende Weise zustande kommen. Im Stadium des Dyasters bildet das Chromatin Stäbe, welche so nahe aneinander gerückt liegen, dass sie eine einzige Masse bilden. Im Ruhestadium dagegen erscheint das Chromatin unter der Form verschiedenartig gestalteter Brocken, welche relativ weit

[1]) Moore, J. E. S., On the Structural Changes in the Reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. of mic. Sc. Vol. 38. 1895.



auseinander liegen. Nun bleibt aber nach Rawitz der Kernumfang während des Übergangs vom Dyaster zum Dispirem derselbe; die Auflockerung des Chromatins lässt sich dann nur unter der Annahme verstehen, dass ein Teil desselben während der Zeit, in der der Kern zur Ruhe kommt, zu Grunde geht. In diesem Zugrundegehen ist nach Rawitz die Reduktion der chromatischen Substanzen ausgesprochen.

Es kann nun aber ohne Bedenken als irrtümlich bezeichnet werden, dass der Kernumfang während des Übergangs vom Dyaster zum Ruhestadium, wie Rawitz angiebt, derselbe bleibt. Vielmehr ist es eine bekannte Thatsache, dass der Kern während dieser Zeit bedeutend an Volumen zunimmt. Dass dieses auch bei der ersten Reifungsteilung der Selachier nichts anders ist, davon kann man sich durch einen Blick auf die Figuren 56—60 der citierten Arbeit von Moore überzeugen [1]). Damit verliert aber die Annahme von Rawitz, dass ein Teil des Chromatins bei der Rückkehr zur Ruhe zu Grunde geht, jede Berechtigung.

Nach Montgomery (99) kann die Anaphase der letzten Spermatogonienteilung von Pentatoma, einer Schildwanze, in drei deutlich von einander abgegrenzte Perioden eingeteilt werden; diese Perioden sind die „frühe Anaphase", die „Synapsis" und die „Postsynapsis". In der „frühen Anaphase" verlängern sich die Chromosomen zunächst zu dünnen Fäden und gruppieren sich darauf in der Mitte des Kerns. Hier häufen sie sich schliesslich so eng zusammen, dass einzelne Individuen nicht mehr unterschieden werden können. Dieses letztere Stadium bezeichnet Montgomery mit einem von Moore entlehnten Ausdruck als Synapsis. Auf diesem Stadium ist es, wo die Chromosomen nach Montgomery eine Zahlenreduktion erfahren. Denn, wenn sie sich in der „Postsynapsis" wieder von einander trennen (wobei sie das Aussehen langer, beinahe glatter Fäden annehmen), so zählt man statt der 14 bezw. 13 Chromosomen, welche in die Synapsis eintraten, deren 3—6; es hat eine Reduktion auf weniger als die Hälfte der Normalzahl stattgefunden.

Von den Tochterchromosomen, welche in die Anaphase eintreten, ist eines durch folgendes merkwürdige Verhalten ausgezeichnet. — Flemming hat zuerst gefunden, dass die Chromosomen sich bei Anwendung der Safranin-Gentianadoppelfärbung in den ersten Stadien der Mitose (bis zur Metaphase inklusive) rot, vom Beginne der Anaphase dagegen violett färben. Montgomery konstatierte nun, dass unter den Chromosomen der letzten Spermatogonienteilung von Pentatoma eines ist, welches die Rotfärbbarkeit

[1]) Rawitz selbst (117) unterlässt es, die betreffenden Stadien abzubilden. Auf seiner Tafel geht er von einer Figur, die als Dispirem einer Spermatocyte erster Ordnung bezeichnet ist, sogleich zum Aster einer Spermatocyte zweiter Ordnung über.

beibehält. Dieses Chromosom verlängert sich in der frühen Anaphase zunächst wie die übrigen Chromosomen; dann aber verkürzt es sich, während die übrigen Chromosomen sich weiter verlängern, bis es schliesslich eine kugelige Form annimmt. Montgomery bezeichnet dieses Gebilde als Chromatinnukleolus. Der Chromatinnukleolus teilt sich bei der ersten Reifungsteilung genau wie ein wirkliches Chromosom. Neben ihm ist noch ein echter Nukleolus im Kern vorhanden.

His (68) machte an Furchungszellen des Forellenkeimes die merkwürdige Beobachtung, dass die Tochterkerne aus zwei anfangs räumlich getrennten Anlagen, aus einem chromatischen und einem plasmatischen „Karyoblasten" entstehen. Er beschreibt, dass die Chromosomen in den Anaphasen in das Innere der Centrosphäre hineingeraten und hier einen höckerig aussehenden Komplex bilden, dessen Durchmesser kaum die Hälfte vom Durchmesser eines ausgebildeten Tochterkernes misst. Der Chromosomenkomplex stellt jedoch, wie gesagt, nur die eine Hälfte der Kernanlage dar; die andere Hälfte erscheint als ein aus der Centrosphäre abgeschiedener Körper von mehr oder minder regelmässig querovaler Gestalt. Dieser Körper ist anfangs unscharf umgrenzt; später wird er von einem scharfen Kontur umfasst. Er enthält bei voller Ausbildung ein zartes Liningerüst und liegt zuerst der Innenseite des Chromosomenkörpers an; dann wird er von diesem überlagert.

Ballowitz (4) schildert nach einer ausführlichen Litteraturübersicht über Ringkerne die Entstehung derselben im Salpenepithel im unmittelbaren Anschluss an die Mitose folgendermassen. Im Stadium des Dyasters, noch mehr in dem des Dispirems, beobachtet man, dass die Tochterkerne an der polaren Seite eine sehr deutliche Delle aufweisen, welche von der dem Salpenepithel eigentümlichen riesigen „Sphäre" eingenommen wird. Letztere ragt als ein kreisrundes, nicht sehr deutlich begrenztes Feld aus dieser Delle hervor.

Wenn nun die Tochterkerne in das Ruhestadium übergehen, drücken sich die Sphären tiefer in sie hinein. Auf diese Weise werden die Kerne sichelförmig.

Schliesslich entstehen Ringkerne dadurch, dass die beiden die Sphäre umfassenden Kernschenkel mit einander verschmelzen. Das Lumen des entstandenen Ringkerns wird von der Sphäre eingenommen.

Von Flemming (47) ist die Chromosomenzahl beim Menschen, welche nach Hansemann sicher mehr als 24, nach v. Bardeleben 16 bezw. 8 betragen sollte, an Epithelzellen der Cornea auf 24 bestimmt worden. Dass es sich bei den Mitosen, welche Flemming vorlagen, um abnorme oder pathologische Fälle gehandelt haben könnte, ist wenig wahrscheinlich.

Das Auge, von welchem die untersuchte Cornea stammte, war zwar wegen eines Tumors enukleiert worden; dieser sass aber hinten in der Orbita und hatte den Bulbus in keinerlei Mitleidenschaft gezogen; speziell die Gewebe der Cornea nahmen sich durchaus normal aus.

„Über neue Untersuchungsobjekte mit geringer Chromosomenzahl" handelt eine Arbeit von Apathy (1), die mir leider nicht zugänglich war.

2. Nukleolen.

Die von Strasburger ausgesprochene Ansicht, dass die Nukleolen in pflanzlichen Zellen Material für die Spindelfasern liefern, hat auch in der tierischen Histologie Vertretung gefunden.

Levi (87) giebt an, dass in sich teilenden Ganglienzellen der Hirnrinde des Meerschweinchens[1]) der Nukleolus sich direkt in Spindelfasern umwandelt. Zur Untersuchung wurde vorwiegend Fixierung in Sublimat und Ehrlich-Biondische Dreifachfärbung angewandt. Im Beginn der Teilung bildet der acidophile Nukleolus nach Levi zwei kleine homogene Kegel zu beiden Seiten der Chromatinscheibe. Indem die Kegel in der Folge an Grösse zunehmen und zugleich deutlich fibrillär werden, wandeln sie sich in zwei „Halbspindeln" um. In den Anaphasen verschmelzen die Halbspindeln wieder zu zwei acidophilen Massen.

Ich kann nicht finden, dass es Levi gelungen ist, in seinen Figuren Beweise für die von ihm behauptete Beziehung zwischen Nukleolus und Spindelfasern beizubringen. Ich glaube, dass er sich zu dieser Annahme allein durch die gleiche (Rot-) Färbbarkeit hat verleiten lassen, welche Nukleolus und Spindelfasern nach Sublimatfixierung bei Tinktion mit dem Ehrlich-Biondischem Gemisch zeigen. Was Levi in seiner Fig. 2 als Anfangsstadium der Mitose abbildet (mit zwei kleinen roten Kegeln zu beiden Seiten einer Chromatinplatte), ist nicht ein solches, sondern ein ausgebildeter Mutterstern, bei welchem Spindelfasern und Chromosomen infolge der Sublimatfixierung mit einander verklumpt sind.

Eisen (37) möchte den Nukleolus in den Spermatogonien von Batrachoseps als Lininreservoir (storage of linin granules) auffassen und ihn demgemäss als „Lininoplasten" bezeichnen.

Czermak (31) beschreibt nach Beobachtungen an den Kernen von Lachsblastomeren und Samenzellen des Salamanders, dass der Nukleolus sich im Beginn der Mitose vergrössert, aufquillt und sich in drei Substanzen „desintegriert": in Körner, in ein Netzwerk und in eine sulzige Masse welche die Maschen des Netzwerkes ausfüllt. Die Körner scheinen

---

[1]) Die Teilungen traten in der Umgebung einer Stelle auf, welche durch Einstechen einer glühenden Nadel zerstört war.

mit Chromatinkörnern, die Fäden des Netzwerkes mit Lininfäden identisch zu sein. Die sulzige Masse verschwindet mit dem Moment der vollständigen Ausbildung der Chromosomen; es scheint, dass die Chromosomen diese Masse in sich aufnehmen und dadurch dick und glatt werden.

Die „Reintegration" scheint nach Czermak so vor sich zu gehen, dass zuerst ein achromatisches Fadengerüst (wahrscheinlich aus den Zugfasern der Spindel) entsteht, in welches nachher Chromatinkörner und wahrscheinlich auch die sulzige Substanz (beim Lachs) einbezogen werden.

Dass Nukleolen im Beginn der Teilung aus dem Kern ins Cytoplasma übertreten können, wurde auf tierischem Gebiet zuerst von Haecker bei der ersten Reifungsteilung des Aequoreaeies und weiter bei der ersten Furchungsteilung von Cyklops konstatiert. Nach Haecker stellen die Nukleolen ein Abspaltungsprodukt dar, welches während der vegetativen Thätigkeit der Zelle und des Kerns zur Abscheidung gelangt und zu Beginn der Mitose aus dem Kernraum entfernt wird.

Über gleiche Befunde ist in den letzten beiden Jahren von verschiedenen Seiten berichtet worden. So fanden Wheeler (146) und v. Kostanecki (79) übereinstimmend, dass bei der ersten Richtungsteilung von Myzostoma das kolossale Kernkörperchen des Keimbläschens in das Cytoplasma gerät, ohne irgendwelche Beziehungen zur Spindel zu gewinnen. Es persistiert längere Zeit, wobei es allmählich an Umfang abnimmt, und gerät schliesslich in den sogen. Dottersack, eine sonderbare Vorragung, die sich auf dem Zweizellenstadium am vegetativen Pol ausbildet.

Ausser diesem grossen Kernkörperchen, das von dem Keimbläschen des Eies stammt, geraten bei Myzostoma noch mehrere kleinere Kernkörperchen ins Cytoplasma, die den fertigen Geschlechtskernen entstammen. Auch von diesen Kernkörperchen glaubt v. Kostanecki, dass sie zum Teil in den Dottersack gelangen; zum Teil werden sie schon früher aufgelöst.

Mead (97) beschreibt von dem Nukleolus des Keimbläschens von Chaetopterus, dass derselbe im Beginn der ersten Richtungsteilung nach Schwund der Kernmembran in eine Anzahl Stücke zerfällt, welche eine Zeitlang in der Nachbarschaft der Spindel liegen bleiben, allmählich aber degenerieren und verschwinden.

Obst (112) fand in Eiern von Limax maximus neben den Chromosomen der in Ausbildung begriffenen ersten Richtungsspindel einen grossen kugeligen Nukleolus, der von zahlreichen Vakuolen durchsetzt war. Diese verschmelzen schliesslich zu einer einzigen, welche das ganze Innere des Kernkörperchens bis auf eine schmale Randpartie erfüllt. Nach der Bil-

dung des zweiten Richtungskörpers war keine Spur mehr von dem Nukleolus aufzufinden. Obst nimmt an, dass die geschilderte Vakuolisierung und Aushöhlung des Nukleolus mit seiner Auflösung in direktem Zusammenhang steht.

In merkwürdigem Widerspruch zu diesen Beobachtungen steht es, dass Carnoy und Lebrun bei Amphibien in Bestätigung früherer Angaben von O. Schultze gefunden haben, dass die Chromosomen der ersten Richtungsspindel ausschliesslich aus Nukleolarsubstanz hervorgehen (vergl. oben pag. 472—473). Ich erinnere daran, dass auch Korschelt bei einem Anneliden, Ophyotrocha. festgestellt hat, dass hier geformte Substanz des Kernkörpers direkt zum Aufbau der Chromosomen herangezogen wird.

II. Über das Verhalten der Idiozomen bei der Mitose.

Für die kompakten Hüllen, von welchen die Centralkörper in den ruhenden Samenzellen (Spermatogonien und Spermatocyten) vieler Tiere umgeben sind, habe ich in meinem vorigen Bericht den Namen „Idiozomen“ vorgeschlagen [1]). Von diesen Idiozomen habe ich nach Beobachtungen an den Spermatocyten von Salamandra zuerst beschrieben, dass sie sich beim Beginn der Mitose in Teilstücke zerlegen. Die Centralkörper werden auf diese Weise von ihrer Hülle befreit und können nunmehr zur Bildung der achromatischen Teilungsfigur in direkte Verbindung mit den Fäden der Zellsubstanz treten.

Der von mir in den Spermatocyten von Salamandra beobachtete Modus der Zerlegung findet sich nicht überall wieder; vergl. z. B. v. Lenhossék, unten pag. 481. Besonders aber scheint das weitere Verhalten der Idiozomsubstanz, wenn man die bis heute vorliegenden Litteraturangaben überblickt, bei verschiedenen Tieren verschieden zu sein. Es könnten, soweit ich sehe, in dieser Beziehung folgende Möglichkeiten vorkommen.

Entweder die Substanz des Idiozoms geht im Lauf der Mitose zu Grunde; wenn in den Tochterzellen Idiozomen neu entstehen, so werden diese auf irgend eine Weise (vielleicht aus der Substanz der Spindelfasern) neugebildet. Oder aber die Substanz des Idiozoms erhält sich, zuweilen unsichtbar (v. Lenhossék), durch die Mitose hindurch. In den Tochterzellen bildet sie wieder einen kompakten Körper (Spermatocyten zweiter Generation der Ratte [v. Lenhossék] und von Helix [Murray]). Oder aber sie erhält sich in Form von Körnern oder Brocken, welche in der Umgebung der Centralkörper liegen bleiben, aber nicht zu einem kom-

[1]) Ob die „Höfe‘„ welche vielfach auch bei Gewebszellen die Centralkörper umgeben, mit diesen Gebilden homologisiert werden dürfen, möchte ich einstweilen noch dahingestellt sein lassen.

pakten Körper zusammentreten (Spermatocyten zweiter Generation von Salamandra nach meinen Befunden). Schliesslich könnte die Idiozomsubstanz der Mutterzelle in den Tochterzellen erhalten bleiben, die Idiozomen dieser letzteren könnten aber trotzdem Neubildungen darstellen (grosse Spermatogonien des Salamanders?).

Aus den beiden letzten Jahren liegen über das Idiozom und sein Verhalten bei der Mitose folgende neue Mitteilungen vor.

v. Lenhossék (86) hat das in Rede stehende Gebilde in Spermatocyten der Ratte untersucht. Er spricht sich in Übereinstimmung mit v. Kostanecki und v. Siedlecki, v. Erlanger und mir selbst dahin aus, dass es mit der „Attraktionssphäre" Van Benedens nicht identisch ist, braucht jedoch die früher auch von mir angewandte Bezeichnung „Attraktionssphäre" weiter.

Was die Bedeutung dieses Gebildes anlangt, so weist v. Lenhossék darauf hin, dass es in den Spermatiden bei der Entstehung der sog. Kopfkappe eine grosse Rolle spielt. Er meint, dass man es nicht von einem allgemeinen Standpunkt aus aufzufassen, sondern, von seinem ersten Vorhandensein (in den Spermatogonien) an, als eine besondere Differenzierung des Zellplasmas zu betrachten habe, welche die erste Anlage bestimmter Teile des Samenfadenkopfes bilde.

Das Verhalten der „Sphäre" in den Spermatocyten der Ratte weicht insofern von demjenigen bei Salamandra ab, als hier eine Zerlegung im Beginn der Teilung nicht stattfindet. Wenn, wie ich annehme, der Zweck der Zerlegung bei Salamandra darin besteht, die Centralkörper von der umhüllenden Sphärensubstanz zu befreien, so wird dieses Ziel in den Spermatocyten der Ratte in einfacherer Weise dadurch erreicht, dass die Centralkörper im Beginn der Teilung aus der Sphäre auswandern. Die Sphäre selbst lässt sich, nachdem die Centralkörper ausgewandert sind, noch bis zum Stadium der Metakinese in ungeteiltem Zustand als ein etwas geschrumpfter Körper seitlich neben der Spindel nachweisen. Erst mit diesem Stadium entzieht sie sich durch Auflösung dem Blick, wobei ihre Substanz nach v. Lenhossék gleichmässig auf das ganze Cytoplasma der in Mitose stehenden Zelle verteilt wird. Nach Ablauf der Mitose sieht man die Sphären in den Tochterzellen von neuem auftauchen; auf welche Weise sie sich hier bilden, ist v. Lenhossék unklar geblieben.

Fischer (46) meint in seinen „kritischen Untersuchungen über Technik und Theorie in der neueren Zellforschung", die Sphären, die v. Lenhossék schildert, müssten einmal genauer darauf untersucht werden,

ob sie nicht entfärbte, vielleicht spiegeldifferenzierte[1]) Nukleolen seien. „Besonders", sagt er, „ist mir verdächtig, dass die Sphäre, nachdem die „Centralkörperchen" aus ihr ausgewandert und in die Spindelpole eingerückt sind, noch einige Zeit gut färbbar sich erhalten soll und schliesslich sich auflöst und „gleichmässig" im Cytoplasma verteilt. Aus dieser gelösten Sphärensubstanz soll sich nun freilich nach v. Lenhossék in den Tochterzellen je eine neue Sphäre rekonstruieren. Ich würde zu untersuchen empfehlen, ob diese neuen Sphären nicht etwa neu herausgeworfene Nukleolen sein könnten." — Ich glaube, wir können diese Empfehlung Fischers getrost auf sich beruhen lassen[2]).

Murray (103) hat den in den Spermatocyten von Helix beschriebenen „Nebenkern", welcher von Platner, K. W. Zimmermann und zuletzt von Bolles Lee studiert wurde, im Laboratorium Boveris einer erneuten Bearbeitung unterzogen und ist dabei zu dem Resultat gekommen, dass derselbe einer „Attraktionssphäre" (oder einem Idiozom) in den Samenzellen des Salamanders entspricht.

Ich selbst hatte es in meinem vorigen Bericht gegenüber Bolles Lee noch nicht gewagt den „Nebenkern" bei Helix als „Idiozom" zu bezeichnen. Murray hat nun aber Centralkörper darin aufgefunden, allerdings erst auf dem Stadium, wo die Chromosomen sich ausbilden; während ihm in Spermatocyten, deren Kerne ein feines Chromatinnetzwerk besitzen, der Nachweis von Centralkörpern nicht gelungen ist.

Diese Lücke vermag ich auszufüllen. Ich habe die Zwitterdrüse von Helix in letzter Zeit selbst unterucht und Centralkörper auch in völlig ruhenden Spermatogonien und Spermatocyten nachweisen können. Sie sind stets doppelt und liegen gewöhnlich nicht in der Mitte des Nebenkerns sondern sind mehr oder weniger stark nach der Kernseite verlagert.

Den „Nebenkern" selbst beschreibt Murray als einen lappigen Körper, welcher von einer verdichteten und stark färbbaren Membran umhüllt ist, deren Dicke von Ort zu Ort wechselt. Die sog. Stäbe des Nebenkerns (Platner, K. W. Zimmermann, Bolles Lee) sind nicht unabhängige Elemente sondern optische Querschnitte der stark eingefalteten Umhüllungsmembran.

Im Beginn der Mitose weichen die Centralkörper auseinander und gleichzeitig erleidet der Nebenkern eine Zerlegung in Fragmente. Diese letzteren sondern sich in zwei Gruppen, welche die Centralkörper auf ihrer

---

[1]) Mit Bezug auf diesen Ausdruck vergl. die Anmerkung auf pag. 466.

[2]) Wenn dagegen Fischer auch den chromatoiden Nebenkörper, welcher bei Säugetieren in Spermatocyten und Spermatiden vorkommt, von Nukleolen ableiten will, so könnte er mit dieser Vermutung schon eher Recht haben; wenigstens sprechen die Färbungsreaktionen, wie v. Lenhossék und ich gezeigt haben, in diesem Sinne.

Wanderung an die Spindelpole begleiten. Für das Fortbestehen der Fragmente während der Metaphase hat Murray bei Helix nur unvollständige Beweise, dagegen sind sie in den Telophasen leicht nachweisbar. Bei Arion ist die Serie ganz vollständig; hier kann man sehen, wie die Fragmente in den Tochterzellen wieder verschmelzen, um den Nebenkern der Spermatocyten zweiter Ordnung zu bilden.

Was die Ursache der Zerlegung des Nebenkerns im Beginn der Mitose anlangt, so meint Murray, dass das Eintreten neuen Materials ins Innere in Verbindung mit einer vermehrten Aktivität der Centralkörper den Nebenkern ausdehnt und schliesslich seine einzelnen Lappen von einander trennt.

Bolles Lee (83) bestreitet in einer Erwiderung gegenüber Murray, dass die sog. Nebenkernstäbe als optische Querschnitte einer Rindenschicht des Nebenkerns aufzufassen seien. Diese Deutung sei nicht anwendbar auf Fälle, wo die Stäbe sternförmig angeordnet, und ferner nicht auf solche, wo sie in der Zelle vertreut seien.

Er hält ferner daran fest, dass der Nebenkern, wie er früher beschrieben hat, sich in der Regel nicht teilt, sondern noch vor dem ersten Auftreten der Strahlungen total „degeneriert" und verschwindet. Jedoch hat er, besonders in letzter Zeit, wiederholt beobachtet, dass Teile des Nebenkerns, isolierte Fäden oder Gruppen von solchen, sich erhalten und an die Pole der Teilungsfigur begeben können.

Wenn Bolles Lee weiter ausführt, es sei falsch, dass die Fädengruppen in der Eigenschaft wirkender Agentien (à titre d'agents actifs) an die Teilungspole gelangen und dazu dienen, die Strahlungen zu bilden, so wird ihm gewiss jedermann beistimmen; was Murray anlangt, so hat er eine Meinung, wie diejenige, gegen welche Bolles Lee hier ankämpft, nirgends auch nur angedeutet.

Gegenüber der Beschreibung von Murray, dass die Nebenkernfragmente in den Tochterzellen verschmelzen, um dort einen neuen Nebenkern zu bilden, sucht Bolles Lee geltend zu machen, dass der Nebenkern in den Tochterzellen fast immer auf der äquatorialen und nicht auf der polaren Seite der Tochterkerne auftritt. Diese Thatsache würde nun aber mindestens ebenso sehr gegen Bolles Lee, welcher den Nebenkern von den Überbleibseln des „Poltrichters" ableitet, wie gegen Murray ins Gewicht fallen; sie erklärt sich übrigens, wie ich glauben möchte, mit Wahrscheinlichkeit aus einer Drehung, welche die Teilungsfigur in den Telophasen erfährt (vergl. meinen vorigen Bericht in diesen Ergebnissen pag. 350 ff.).

Montgomery (99) hat die Idiozomen (welche Bezeichnung er adoptiert) in den Samenzellen von Pentatoma, einer Schildwanze, untersucht. An den Idiozomen der ruhenden Spermatogonien vermochte er durch die Doppelfärbung mit Safranin-Gentiana Centralkörper nicht nachzuweisen, glaubt aber, dass es durch die Eisenhämatoxylinmethode möglich sein wird. Erst in den Prophasen sah er einen Centralkörper auftreten, welcher sich im Innern des Idiozoms teilt. Die beiden Tochtercentralkörper wandern aus dem Idiozom aus, auf den Kern zu, wobei eine Spindel zwischen ihnen auftritt. Die Substanz des Idiozoms scheint an der Spindelbildung keinen Anteil zu nehmen; ein Rest davon ist noch während der Mitose neben der Spindel nachweisbar.

Ähnliche Beobachtungen beschreibt Montgomery von dem Idiozom der Spermatocyten erster Ordnung. Da dasselbe besonders in der Wachstumsperiode der Spermatocyten an Grösse zunimmt, repräsentiert es nach Montgomery vielleicht „irgend eine metabolische Substanz", welche mit dem Ernährungsprozess in Zusammenhang steht.

Rawitz (117) beabsichtigt an einer grössern Reihe von Tieren der verschiedensten Typen durch systematische Untersuchungen festzustellen, unter welchem Bilde die „Attraktionssphäre" in den Hodenzellen erscheint und welche Bedeutung sie bei der Teilung besitzt. Gegen die von mir vorgeschlagene Bezeichnung „Idiozom" erhebt er Einwendungen, welche darauf hinauslaufen, dass es Zustände des Gebildes giebt, auf welche die Bezeichnung nicht passt. Das ist sicher und war mir gegenwärtig, als ich sie vorschlug, hindert aber meines Erachtens ihre Anwendbarkeit nicht.

Die Attraktionssphäre in den Zellen der Wachstumsperiode des Selachierhodens präsentiert sich nach Rawitz nicht als kompakter Körper, sondern in Form zahlreicher feiner Körnchen, die in einfacher, hier und da auch in mehrfacher Reihe konzentrisch zum Kern angeordnet sind. Sie gehen aber um den letzteren nicht ganz herum, sondern fehlen an einem Pole desselben in mehr oder minder beträchtlicher Ausdehnung. Beim Übergang zum dichten Knäuel ziehen sie sich nach einem Pol des Kerns zusammen, wobei sie weniger zahlreich aber grösser werden. Im Stadium des lockeren Knäuels rücken sie einander näher, stellenweise bis zur gegenseitigen Berührung und konsolidieren sich schliesslich zu einem homogen aussehenden spindelförmigen Gebilde. Letzteres wächst allmählich zur achromatischen Spindel heran, an deren Spitzen erst nachträglich Polkörperchen auftauchen. Die Polkörperchen, „stammen offenbar aus der Sphäre ab, doch lässt sich ihre Entstehung nicht klar verfolgen". Nur das ist nach Rawitz mit Bestimmtheit zu sagen, „dass sie nicht auf Centrosomen zurückzuführen sind, da solche hier nicht vorkommen".

Gegenüber dieser Darstellung möchte ich zunächst auf die Arbeit von Moore[1]) hinweisen, welcher in den Zellen der Wachstumsperiode bei Selachiern deutliche, kompakte Sphären abgebildet hat (Fig. 35—37), ebensolche, wie sie auch bei Salamandra in den Zellen des gleichen Entwickelungsstadiums vorkommen. Von der Richtigkeit der Mooreschen Abbildungen habe ich mich durch eigene Untersuchung überzeugt.

Ferner hat Moore bereits zwei Centralkörper im Innern dieser Sphären beschrieben; eine Angabe, die ich gleichfalls bestätigen kann. Die Behauptung von Rawitz, dass Centralkörper hier nicht vorkommen, ist also ebenfalls irrtümlich.

Ich darf bemerken, dass Herr Dr. Broman im hiesigen Institut eine Untersuchung des Verhaltens der Attraktionssphären im Beginn der Teilung an dem gleichen Objekt (Spermatocyten von Selachiern) vorgenommen hat; die Resultate werden demnächst veröffentlicht werden.

Von R. Hertwig (60) wird ein von ihm als „Centrosom" bezeichnetes Gebilde, welches sich in der Prophase der ersten Richtungsteilung von Actinosphaerium (Heliozoen) als ein spongiöser Körper vom Kern abschnürt[2]), einerseits mit dem Idiozom der Samenzellen, andererseits aber auch mit einer Centrosphäre in Parallele gestellt, wie sie sich in Furchungszellen an den Spindelpolen findet.

Auch bei den Idiozomen handelt es sich nach R. Hertwig um riesige „Centrosomen oder Centrosphären". R. Hertwig lässt also unberücksichtigt, dass verschiedene Autoren (v. Kostanecki und v. Siedlecki, v. Erlanger, ich selbst, v. Lenhossék) sich dahin ausgesprochen haben, dass es nicht gerechtfertigt sei, die Attraktions- bezw. Centrosphären der Furchungszellen mit den Idiozomen der Hodenzellen zu homologisieren.

Zum Beweis, dass das „Centrosom" von Actinosphaerium mit dem Idiozom einer Spermatocyte von Salamandra vergleichbar sei, stellt R. Hertwig die Umwandlungen, welche beide Gebilde im Beginn der Mitose erfahren, einander gegenüber. „Wie das Centrosom von Actinosphaerium, rückt das Idiozom an den Kern heran und erfährt eine Desorganisation, während die Centriolen, durch eine Centralspindel unter einander verbunden, die Centrosomen der nun beginnenden Kernteilung werden. Was aus dem Material des desorganisierten Idiozoms wird, ist strittig; es scheint jedenfalls keine Rolle mehr in der Karyokinese zu spielen". Wenn R. Hertwig fortfährt: „Ob zu allen Zeiten im Idiozom eine Centriole (Central-

[1]) J. E. S. Moore, On the Structural Changes in the Reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. 38. 1895.

[2]) Genaueres über die Entstehung dieses Gebildes und sein Verhalten während der Teilung vergl. hier pag. 444—446.

körper, Ref.) vorhanden ist oder ob sie von Zeit zu Zeit entsteht, lasse ich unentschieden", so erlaube ich mir dazu zu bemerken, dass diese Frage durch meine Befunde an Samenzellen des Salamanders schon 1896 dahin entschieden ist, dass die Centriolen bezw. Centralkörper nicht neu entstehen, sondern von einer Zellgeneration auf die andere persistieren.'

III. Die ausgebildete Spindel.

In meinem vorigen Bericht habe ich einfachfaserige und doppelfaserige Spindeln unterschieden. Unter einfachfaserigen verstehe ich solche, welche ausschliesslich aus durchgehenden Fasern (bipolaren oder Spindelfasern s. str.) bestehen, d. h. Fasern, die ununterbrochen von Pol zu Pol verlaufen; die doppelfaserigen Spindeln dagegen bestehen aus zwei verschiedenen Faserarten, erstens aus durchgehenden und zweitens aus Halbspindelfasern, welche letzteren von den Polen an die Chromosomen herantreten [1]). Ausserdem giebt es drittens noch Spindeln, die eigentlich keine sind, sondern aus zwei Halbspindeln bestehen.

Offenbar gehen noch immer viele Autoren von der irrtümlichen Voraussetzung aus, dass jede Spindel wie diejenige in den Samenzellen des Salamanders beschaffen sein müsste, dass man also überall von einer Centralspindel reden dürfe. Ich halte daher den erneuten Hinweis nicht für überflüssig, dass, selbst wenn eine Spindel in dem von mir angenommenen Sinn doppelfaserig ist, deswegen noch keineswegs eine „Centralspindel" vorzuliegen braucht. Um entscheiden zu können, ob eine solche vorhanden ist, muss man untersuchen, welche Lage durchgehende und Halbspindelfasern zu einander haben. Der Ausdruck „Centralspindel" muss, wenn er Sinn haben soll, auf solche doppelfaserigen Spindeln beschränkt bleiben, bei denen die durchgehenden Fasern die Mitte der Spindel einnehmen und die Chromosomen mit den an sie herantretenden Halbspindelfasern an der Peripherie gelegen sind. Ich glaube aber, dass derartige Fälle sehr viel seltener vorkommen, als man im allgemeinen anzunehmen geneigt ist.

---

[1]) Je nachdem durchgehende und Halbspindelfasern zu einander gelagert sind, habe ich drei Arten von doppelfaserigen Spindeln unterschieden. Entweder liegen die durchgehenden Fasern in der axialen Mitte, die Chromosomen mit den Halbspindelfasern an der Peripherie der Spindel. In diesem Fall bezeichnet man die Gesamtheit der durchgehenden Fasern als Centralspindel. Oder aber die Halbspindelfasern mit den Chromosomen liegen in der Mitte der Spindel, die durchgehenden Fasern bilden um sie herum eine Mantelspindel. Der dritte Fall ist die gemischte Spindel, bei welcher durchgehende und Halbspindelfasern nicht getrennt, sondern durcheinandergemengt verlaufen (vergl. den vorigen Bericht, pag. 320).

Dass man mit der Verwendung des Ausdrucks „Centralspindel" vorsichtig und zurückhaltend sein sollte, ist neuerdings auch von H. E. Ziegler (148) betont worden. Ziegler weist darauf hin, dass bei den Spermatocyten des Salamanders eine deutliche Trennung zwischen Centralspindel und Spindelmantel besteht, bei anderen Objekten aber weitaus nicht so deutlich ist und in den zahlreichen Fällen, in welchen die Spindel nicht vor, sondern erst bei der Auflösung des Kerns entsteht, sich gar nicht durchführen lässt. „Man darf also nicht glauben", sagt er, „dass die Spindel bei den Metazoen sich stets aus zwei genetisch verschiedenen Teilen, der Centralspindel und dem Spindelmantel, zusammensetzt. Ich meine daher, dass man den Ausdruck Centralspindel nur in denjenigen Fällen verwenden sollte, in welchen eine Spindel extranuklear entsteht und diese Spindel auch während des ganzen Vorgangs der Auflösung des Kerns und der Entstehung des Monasterstadiums als deutlich abgegrenztes Gebilde sich erhält".

Ob es, wie Ziegler meint, nötig ist, eine bestimmte Entstehungsweise in die Definition der Centralspindel aufzunehmen, möchte ich dahin gestellt sein lassen; allerdings erscheint es auch mir nicht wahrscheinlich, dass Centralspindeln auf andere als die von Ziegler bezeichnete Weise entstehen könnten.

1. Doppelfaserige Spindeln (vergl. den vorigen Bericht, pag. 320). Bei sämtlichen doppelfaserigen Spindeln, die in den beiden letzten Jahren beschrieben worden sind, ist von „Centralspindeln" die Rede.

v. Lenhossék (86) beschreibt Centralspindeln in den Spermatocyten der Ratte, bemerkt aber, dass die Chromosomen auf dem Mutterstern-stadium in der Ansicht vom Pol niemals eine kranzförmige Anordnung erkennen lassen. Ein centrales Lumen fehlt vielmehr ganz oder ist gerade nur andeutungsweise vorhanden. „Es haften hier also die Chromosomen den Fäden der Centralspindel nicht nur oberflächlich an, sondern dringen auch zwischen den Fäden in den inneren Raum der Spindel hinein." Meines Erachtens wäre es demnach richtiger, nicht von einer Centralspindel, sondern von einer gemischten Spindel in dem von mir vorgeschlagenen Sinne zu sprechen.

Noch zweifelhafter ist es mir, ob bei den Spermatogonien und Spermatocyten von Pentatoma wirklich, wie Montgomery (99) meint, eine Centralspindel vorliegt. Nach der eigenen Angabe des Autors sind nämlich die Chromosomen im Äquator der Spindel zu einer dichten Platte zusammengruppiert; gelegentlich könne in dieser Platte eine centrale Öffnung entdeckt werden, durch welche dann wahrscheinlich die Centralspindelfasern passieren. In den von Montgomery abgebildeten Spermatogonien

auf dem Stadium des Muttersterns sind nun aber durchgehende Fasern überhaupt nicht, sondern nur Halbspindelfasern zu sehen; bei den Figuren der Spermatocytenteilungen gewahrt man allerdings einige durchgehende Fasern; jedoch giebt Montgomery selbst an, dass er nicht mehr als fünf oder sechs habe zählen können.

Mit Bezug auf die Mantelfasern beschreibt Montgomery, dass sie bei der ersten Spermatocytenteilung doppelt, bei der zweiten einfach sind.

Eine Centralspindel tritt ferner nach Mead (97) im Annelidenei (Chaetopterus pergamentaceus) bei der Bildung der Richtungskörperchen auf. Er sagt, dass die Chromosomen auf dem Muttersternstadium zunächst auf der Oberfläche der Centralspindel liegen, später aber sich zwischen ihre Fasern einzudrängen scheinen.

Die Richtungsspindel des Thysanozooneies setzt sich nach Van der Stricht (139) zusammen aus durchgehenden oder bipolaren Fasern, welche die axiale Mitte der Spindel einnehmen, und ferner aus Halbspindelfasern. Die bipolaren Fasern zerfallen in einen verdickten äquatorialen und zwei polare Abschnitte, welche letzteren relativ dünn sind und den Attraktionssphären angehören. Auch an den Halbspindelfasern kann man einen polaren Abschnitt, welcher der Atraktionssphäre angehört, und einen vom Pol entfernteren, verdickten Abschnitt unterscheiden.

Von den Halbspindelfasern endigen die einen an den Chromosomen: cônes principaux. Andere aber, cônes accessoires, welche vollständig denselben Ursprung haben wie die cônes principaux, setzen nicht an Chromosomen an, sondern endigen, solange die Kernmembran noch erhalten ist, an dieser. Später nach Schwund der Kernmembran endigen sie dagegen frei, wobei sie sich mit solchen kreuzen, welche vom gegenüberliegenden Pol kommen. Es ist dann schwierig, bezw. unmöglich, sie von den Polstrahlen zu unterscheiden.

His (68) entwirft von der Spindel in den Zellen des Forellenkeims folgendes Bild: „Die Spindel ist der centrale Teil des den beiden Astrosphären gemeinsamen Strahlengebiets. In diesem gemeinsamen Gebiet kreuzen sich die Strahlen unter um so stumpferen Winkeln, je näher sie an der Achse liegen. Die Mantelschicht der Spindel geht ohne bestimmte Grenze in die Nachbargebiete der Strahlung über und enthält, wie diese, gekreuzte Strahlen.“ Die stäbchenförmigen Chromosomen fügen sich den „Spindelstrahlen“ in der Längsrichtung ein. Auf einer bestimmten Entwickelungsstufe des Keims kann man deutlich verfolgen, „dass chromosomenführende Strahlen jenseits von ihren Chromosomen sich fortsetzen und mit Strahlen, die vom Gegenpol kommen, sich kreuzen“.

2. Einfachfaserige Spindeln (vergl. den vorigen Bericht pag. 322). Die Spindel in den Zellen der Cephalopodenkeimscheibe und ebenso die Furchungsspindel des Seeigeleies besteht nach v. Erlanger (41, 42) aus „sog. Fasern", die alle ununterbrochen von einem Pole zum andern ziehen; Zugfasern fehlen (42, pag. 10). Die „sog. Fasern" sind thatsächlich Alveolenreihen; die Spindel hat einen wabigen Bau. Bei den Zellen der Cephalopodenkeimscheibe bleiben die senkrecht zur Spindelachse gerichteten Alveolenwände während des ganzen Verlaufs der Mitose (als Querverbindungen zwischen den einzelnen Spindelfasern) deutlich nachweisbar.

3. Halbspindeln (vergl. den vorigen Bericht pag. 323). Ballowitz (3) hat am Mantel-, Pharyngeal- und Cloakenepithel von Salpen eine Centralspindel bei der Teilung nicht beobachtet, möchte aber die Existenz einer solchen nicht schon jetzt ganz bestimmt ausschliessen. Sollte sich aber das Fehlen durchgehender Fasern bestätigen, „so würden hier nur zwei zu den Chromosomen verlaufende und dort endigende Halbspindeln bestehen" (3. Anm. pag. 183).

Auch in sich teilenden Ganglienzellen der Hirnrinde des Meerschweinchens setzt sich die Spindel nach Levi (87) aus zwei Halbspindeln zusammen; vergl. pag. 478.

4. Eine Spindel, die in den Rahmen meiner Einteilung nicht hineinpasst, ist die Richtungsspindel des Urodeleneies, deren Bau von Carnoy und Lebrun (23) folgendermassen beschrieben wird. Die Spindel umschliesst eine unberechenbare Zahl Fäden von ausserordentlicher Zartheit. Diese konvergieren gegen die Spindelpole, enden aber nicht hier, sondern die Fäden der einen Seite gehen in solche über, welche von der anderen Seite der Spindel kommen. Die Fäden passieren also die Pole ohne Unterbrechung. Es hat den Anschein, als wenn die Spindel aus einem einzigen ununterbrochenen Faden bestände, welcher sich von einem Pole nach dem anderen umschlägt, als wenn sie also von einer Fadendocke gebildet wäre.

Ausserdem schliesst die Spindel dickere Fäden ein, welche sich aus der Länge nach verschmolzenen Fäden zusammensetzen. Diese Bänder bilden eine beliebte Insertionsstelle für die Chromosomen; jedoch sind sie nicht immer vorhanden und können daher nicht als unentbehrlich für die Bewegung der Chromosomen nach den Polen gelten. Gegen die Auffassung derselben als Zugfasern spricht auch, dass sie ununterbrochen von Pol zu Pol verlaufen und im Äquator der Spindel noch persistieren, nachdem die Chromosomen gegen die Pole auseinander gerückt sind.

IV. Die Entstehung der Spindel.

I. Der durchgehenden Fasern derselben.

Bei der Besprechung der Spindelbildung berücksichtige ich, wie in meinem vorigen Bericht, zunächst ausschliesslich die durchgehenden Fasern. Dieselben können cytoplasmatischer, nuklearer oder gemischter Herkunft sein. In einem besonderen Abschnitt unter 2. berichte ich über solche Spindeln, die nach den Autoren mit den Centralkörpern in genetischer Beziehung „ein ganzes bilden" oder durch direkte Umwandlung der „Centrosphäre" entstehen.

1. Spindeln cytoplasmatischer Herkunft bilden sich erstens (A) dadurch, dass die auseinander weichenden Centralkörper von Anfang an durch Fasern verbunden sind, welche in demselben Masse an Länge zunehmen, wie die Centralkörper sich von einander entfernen (vergl. den vorigen Bericht pag. 324). Nur dann, wenn die so entstehenden Fasern später die axiale Mitte der Spindel einnehmen, darf man, wie ich schon in meinem vorigen Bericht betont habe, von einer jungen, d. h. werdenden „Centralspindel" sprechen.

v. Lenhossék (86) konnte über die Spindelbildung in den Spermatocyten der Ratte nichts bestimmtes erkennen, meint jedoch, dass man nach den vorliegenden Beobachtungen an den Spermatocyten von Salamandra auch für die Ratte annehmen dürfe, dass sich zwischen den auseinander weichenden Centralkörpern eine kleine Spindel bildet, die, allmählich grösser werdend, in den früheren Kernraum hineingelangt. — Nach eigener Kenntnis der Spermatocyten des Säugetierhodens möchte ich es für sehr fraglich halten, ob die Spindelbildung hier in derselben Weise wie bei Salamandra vor sich geht.

Nach Montgomery (99) entsteht bei der Teilung der Hodenzellen von Pentatoma zwischen den auseinander weichenden Centralkörpern eine Spindel. Bei den Spermatogonien soll sie als „Centralspindel" persistieren (vergl. dazu pag. 487). Bei den Spermatocyten dagegen geht sie unter, noch bevor die Centralkörper entgegengesetzte Pole des Kerns erreicht haben (über ähnliche Fälle ist in meinem vorigen Referat pag. 326 berichtet); nach Schwund der Kernmembran entsteht eine sekundäre Spindel unter Beihülfe des Kernes.

Zweitens kann sich (B) eine cytoplasmatische Spindel zwischen den Centralkörpern bilden, nachdem diese bereits mehr oder weniger weit auseinander gerückt sind. Derartige Fälle haben früher Drüner, Braus,

Mac Farland beschrieben (vergl. den vorigen Bericht pag. 327/328). Neuerdings schildert Mead (97), dass die erste Richtungsspindel von Chactopterus in der Weise entsteht, dass in der Zellsubstanz an zwei von einander entfernten Stellen Strahlungscentren auftauchen; zwischen diesen bildet sich eine Spindel aus, welche eine Zeitlang neben dem schwindenden Keimbläschen liegen bleibt.

In den Furchungszellen des Forellenkeims entsteht die Spindel nach His (68) folgendermassen. Die von den beiden auseinandergerückten Centren ausgehenden Strahlen breiten sich allseitig aus, wobei sie auch im Kern keinen Widerstand finden. Die Spindelstrahlen entstehen als Teilstücke der Astrosphärenstrahlung durch das Zusammentreffen sich begegnender Halbstrahlen Erst sekundär tritt zwischen der Spindel und der übrigen Strahlung eine Differenzierung ein, indem sich dicht gedrängte und netzförmig verbundene Bündel feiner Strahlen zu einzelnen stärkeren unverzweigten Fäden umbilden.

Behrens (5) hat bei der ersten Furchungsteilung des Forelleneies die Bildung der Spindel („Centralspindel" Behrens) zwar nicht direkt beobachten können, meint aber ebenfails, dass sie aus zwei getrennten von den Chromosomen ausgehenden Strahlenkegeln, welche in der Mitte verschmelzen, also nach dem von Drüner beschriebenen Modus, ihre Entstehung nimmt.

2. Spindeln, die mit den Centralkörpern der Genese nach ein ganzes bilden oder durch direkte Umwandlung von Centrosphären entstehen.

M. Heidenhain hat 1894 bei ruhenden Leukocyten (wie schon vorher Flemming bei Bindegewebszellen) gefunden, dass die beiden Centralkörper durch eine Substanzbrücke („Centrodesmose", M. Heidenhain) mit einander verbunden sind. Er hält für zweifellos, erstens, dass die Substanz dieser Centrodesmose sich aus derjenigen der Centralkörper ausgesponnen hat und zweitens, dass aus ihr die Centralspindel hervorgeht; daraus schliesst er weiter, dass Centralspindel und „Centrosomen" „der Genese nach ein ganzes bilden".

Mir für meine Person erscheinen die beiden Voraussetzungen, die dieser Schlussfolgerung zu Grunde liegen, nichts weniger als bewiesen. Ich bemerke auch, dass in vielen Zellarten, z. B. in den Spermatocyten des Salamanders, eine „Centrodesmose" überhaupt nicht nachweisbar ist. Übrigens könnte der Anteil, den die Centralkörpersubstanz an der fertigen Spindel nimmt, doch auch nur ein äusserst verschwindender sein; man bedenke nur, dass in den Spermatocyten des Salamanders auf gewissen

Entwickelungsstadien fast die ganze Filarmasse in Centralspindelfasern umgewandelt ist.

Durch die Beobachtungen von Mac Farland, welcher zeigte, dass im Ei von Diaulula die zweite Richtungsspindel durch allmähliches Wachstum und damit einhergehende Formveränderung des inneren „Centrosoms" der ersten Richtungsspindel entsteht (vergl. den vorigen Bericht pag. 325), findet der Satz Heidenhains, wie auch Mac Farland selbst betont, nur scheinbar eine Bestätigung; denn Mac Farland gebraucht den Ausdruck „Centrosom" in einem andern Sinn wie Heidenhain, nämlich in demjenigen Boveris, zur Bezeichnung dessen, was ich in diesem Referat mit Strasburger als Centrosphäre bezeichne.

In ähnlicher Weise wie Mc Farland beschreibt neuerdings auch Lillie (88), dass im Ei von Unio die Centralspindel der zweiten Richtungsteilung durch direkte Umwandlung der Centrosphäre entsteht.

Dagegen glaubt Van der Stricht (139) auf Grund seiner Beobachtungen am Thysanozoonei den Satz Heidenhains in demjenigen Sinn, welchen sein Autor ihm beigelegt hat, bestätigen zu können. Van der Stricht machte den merkwürdigen Befund, dass die erste Richtungsspindel von Thysanozoon bald im Innern des Kerns bald im Schoss des Cytoplasmas ihre Entstehung nimmt. Ein so verschiedener Ursprung bei demselben Tier und derselben Zelle ist nun aber nach ihm nicht annehmbar. Die Erklärung muss in den Beziehungen der Spindel zu den Centralkörpern gesucht werden. Die Spindel entwickelt sich auf Kosten der Substanz der Centralkörper. Die Centralkörper haben ihrerseits einen nuklearen Ursprung und treten erst später in das Cytoplasma über. Wenn sie zunächst im Innern des Keimbläschen bleiben oder an gegenüberliegenden Polen des Kerns auftreten, wird die Spindel im Innern des Kerns ihren Sitz haben. Wenn sie dagegen an zwei einander benachbarten Punkten der Kernperipherie erscheinen und sich vom Kern loslösen, wird ihnen die Spindel auf ihrer Wanderung folgen und im Cytoplasma zu liegen kommen.

Schon an dieser Stelle sei bemerkt, dass nach den Beobachtungen Van der Strichts auch die Attraktionssphären der ersten Richtungsspindel von den Centralkörpern abstammen. Van der Stricht erweitert daher den oben erwähnten Satz Heidenhains noch dahin, dass die Centralkörper genetisch einerseits mit der Centralspindel, andererseits mit den Attraktionssphären ein Ganzes bilden.

3. Spindeln nuklearer Herkunft. Montgomery (99) beschreibt, dass in den Spermatocyten von Pentatoma die definitive Spindel aus dem Liningerüst des Kerns entsteht.

Nach v. Erlanger (41) geht die Spindel in den Zellen der Keimscheibe von Loligo mit Ausschluss der Polstrahlungen ganz aus dem Kern hervor.

Der Kern besitzt nach v. Erlanger ein feinwabiges achromatisches Gerüst, in welches Chromatinkörner und grosse Vakuolen eingelagert sind. Schon in den Prophasen liegt je ein Centralkörper an den Kernpolen. Im weiteren Verlauf der Teilung streckt sich der Kern zunächst zwischen den beiden Polen zu einem Ellipsoid in die Länge. Chromatinkörner und grosse Vakuolen häufen sich im Äquator an; an den beiden Enden des Ellipsoids dagegen ordnen sich die Alveolen des achromatischen Gerüstwerkes zu Längsreihen, welche nach den Polen hin verlaufen. In der Folge beginnt dann die „Kernhülle“ zunächst an den Polen zu schwinden; der vakuolenhaltige äquatoriale Teil des Kerns wird immer kleiner; das Chromatin konzentriert sich auf immer dünner werdende Stränge von achromatischen Vakuolen. Gleichzeitig sieht man immer zahlreichere und längere Alveolenzüge achromatischer Kernsubstanz nach den Polen ziehen. Das Bild der Spindel wird immer deutlicher, weil die Länge der Spindelfasern immer grösser wird und dieselben bereits den äquatorialen Teil des Kernes zu durchsetzen beginnen. Auf einem späteren Stadium ist von den äquatorialen Vakuolen nichts mehr zu sehen, die chromatische Kernsubstanz des Äquators mit dem eingelagerten Chromatin bildet typische Chromosomen, welche sich zu der Äquatorialplatte gruppieren, während die ganze übrige achromatische Kernsubstanz zur Bildung der Kernspindel verbraucht worden ist.

In ähnlicher Weise schildert v. Erlanger (42) die Entstehung der ersten Furchungsspindel des Seeigeleies. Von einer extranukleären Centralspindel, wie sie v. Kostanecki beschreibt (vergl. den vorigen Bericht pag. 321) hat er nichts entdecken können. „Sollte ich“, sagt er, „ein derartiges Gebilde übersehen haben, so kann es nur sehr transitorischer Natur sein, da die eigentliche Furchungsspindel, d. h. die Spindel mit Ausschluss der Polstrahlungen ans dem Kern hervorgeht.“

Die Furchungsspindel des Rhynchelmiseies bildet sich nach Vejdovsky und Mrázek (142) mit Ausnahme der an den Polen liegenden „Periplaste“ aus Kernsubstanz.

Eine besondere Stellung unter den Spindeln nuklearer Herkunft nimmt nach der Beschreibung von Carnoy und Lebrun (23) die Richtungsspindel des Urodeleneies ein, über deren eigentümlichen Bau bereits oben pag. 489 berichtet wurde; insofern es nämlich nicht das ganze Keimbläschen ist, welches sich zur Spindel umformt, sondern nur eine privilegierte Gegend desselben (plage fusoriale), in welcher sich die Nukleinelemente angehäuft haben. Diese „Spindelgegend“ ist entweder eine ab-

geschnürte Knospe des Kerns oder ein Territorium im Kerninnern, welches durch eine Membran abgegrenzt ist oder drittens ein cylindrischer Raum, welcher den Kern quer durchsetzt. In einem vierten Fall liegen die Nukleinelemente im Innern oder am Rand einer grossen Vakuole. In den ersten drei Fällen dagegen stecken sie in gewöhnlichem „Karyoplasma". Dieses „Karyoplasma" beginnt nun an einem bestimmten Zeitpunkt in „Bewegung zu treten"; es vervielfältigt seine Bälkchen und formt sich in ein dichtes Netzwerk um, dessen Maschen ausserordentlich zahlreich und von einer sehr grossem Zartheit sind. In dem vierten Fall, wo die Nukleinelemente im Innern oder am Rand einer grossen Vakuole liegen, bildet sich die Spindelanlage gleichsam als Randeinfassung der Vakuole.

Die Vermehrung der Karyoplasmabälkchen erfolgt nach Carnoy und Lebrun unter dem Einfluss der Nukleinelemente bezw. der Nukleoalbuminsubstanzen, welche diese in das Karyoplasma ergiessen.

Über die eigentliche Bildung der Spindel ist nach Carnoy und Lebrun nicht viel zu sagen. Die Balken des Netzwerkes strecken sich gerade im Sinne der zukünftigen Spindelachse, indem sie kontinuierliche Fäden bilden; gleichzeitig werden die Querbalken resorbiert. Im Augenblicke ihrer Entstehung haben die Spindelfäden zuweilen freie Enden, während sie schliesslich immer nacheinem gemeinsamen Punkt konvergieren.

4. Spindeln gemischter Herkunft. Als Spindeln gemischter Herkunft bezeichne ich solche, bei welchen sich Cytoplasma und Kern beide am Aufbau der einzelnen Fasern beteiligen. Meistens geschieht es in der Weise, dass die Fasern der ausgebildeten Spindel aus einem äquatorialen Teil nuklearer Herkunft und zwei Endteilen cytoplasmatischen Ursprungs bestehen. Einige solche Fälle sind in dem vorigen Bericht pag. 330 aufgeführt. In den beiden letzten Jahren sind neue derartige Befunde bei Metazoen nicht hinzugekommen; jedoch möchte ich glauben, dass Spindeln, die in dieser Weise beschaffen sind, eine grosse Verbreitung haben.

II. Entstehung der Halbspindelfasern.

Diejenigen Autoren, welche doppelfaserige Spindeln beschreiben, lassen die Halbspindelfasern meistens im Anschluss an Flemming (vergl. meinen vorigen Bericht, pag. 332) ganz oder ausschliesslich aus dem Liningerüst des Kerns hervorgehen, so z. B., von den Autoren der beiden letzten Jahre, Montgomery, Van der Stricht u. a.

Van der Stricht (139) unterscheidet an den Mantelfasern (cônes principaux) des Thysanozooneies zwei Abschnitte, einen polaren, welcher der

Attraktionssphäre angehört und denselben Ursprung hat wie diese und einen vom Pol entfernteren, verdickten Abschnitt, welcher aus dem Lininгerüst des Kerns entsteht.

His (68) macht beim Forellenei in Bezug auf die Entstehung der durchgehenden und Halbspindelfasern keinen Unterschied.

Spindeln, die nur aus Halbspindelfasern bestehen, sind von Ballowitz bei Salpenepithelien und von Levi in sich teilenden Ganglienzellen beschrieben worden (s. oben pag. 489).

Nach Ballowitz (3) gehen die Fasern der beiden Halbspindeln in den Salpenepithelien direkt aus den Radiärfasern der diesen Zellen eigentümlichen „Sphäre" hervor, welche als ein grosser heller Körper in der Konkavität der sichelförmigen Kerne gelegen ist. Im Centrum der Sphärenstrahlung liegen zwei oder auch drei Centralkörper. Mit dem Beginn der Mitose treten die Strahlen schärfer hervor. Die Centralkörper rücken, jeder von einer Strahlung und der Hälfte des Sphärenfeldes umgeben, auseinander, wobei sie zwischen den Chromosomen zu liegen kommen, Man sieht, dass einige Radiärfasern an die Chromosomen ansetzen. „Mit der Aufstellung der Chromosomen in der Ebene des Muttersterns werden die zu den Chromosomen von den Centralkörpern ausgehenden Radiärfäden in bestimmter Weise orientiert, sodass sie schliesslich die beiden Halbspindeln bilden. Je vollständiger sich der Mutterstern durch Sammlung seiner Chromosomen zusammenschliesst, um so deutlicher werden auch Hand in Hand damit die Halbspindeln".

Über die Arbeit von Levi (87), nach welchem in sich teilenden Ganglienzellen der Hirnrinde des Meerschweinchens zwei Halbspindeln durch direkte Umwandlung des Nukleolus entstehen sollen, habe ich schon oben pag. 478 berichtet.

V. Über die an den Spindelpolen liegenden Gebilde.

1. Furchungszellen.

A. Beschaffenheit. In Ei- und Furchungszellen liegen auf dem Stadium des Muttersterns an den Spindelpolen grosse, in der Regel hell aussehende Kugeln von meistens netziger Beschaffenheit, in deren Centrum ein kleines Korn gelegen ist.

Dieses Korn wird nach Van Beneden (Ascaris) als Centralkörper bezeichnet; die umgebende helle Kugel ist die Markzone, ein verdichteter Hof an ihrer Peripherie die „Rindenzone" der „Attraktionssphäre" Van Benedens.

Boveri bezeichnet dagegen die helle Kugel (die Markzone Van Benedens) als „Centrosom", das in ihr gelegene Korn als „Centriole" oder „Centralkorn"; eine der Rindenzone Van Benedens entsprechende Bildung ist nach ihm nicht bei allen Tieren, z. B. nicht bei Ascaris, vorhanden.

Viel Verwirrung wird nun dadurch angerichtet, dass zahlreiche Autoren die im Centrum der ganzen Gebilde gelegenen Körner als Centrosomen bezeichnen. Dieser Name sollte ausschliesslich für die grossen hellen Kugeln (die Markzonen Van Benedens) reserviert bleiben, während man die kleinen Körner im Centrum als Centralkörper oder Centriolen bezeichnen sollte. Ich für meine Person vermeide den Ausdruck Centrosomen womöglich überhaupt und nenne die gewöhnlich hellen Kugeln in der Umgebung der Centralkörper bez. Centriolen (also die Markzonen Van Benedens) mit einem von Strasburger vorgeschlagenen Ausdruck „Centrosphären". Einen eventuell vorhandenen dichteren Hof um die Centrosphäre bezeichne ich als Hof bezw. Verdichtungshof der Centrosphäre.

His (68) scheint es für deskriptive Zwecke am einfachsten, an den an den Spindelpolen gelegenen Bildungen einen hellen Innenhof oder eine Area lucida und einen dunklen ringförmigen Verdichtungshof oder eine Area opaca zu unterscheiden (wozu noch ein Strahlenhof oder Area radiata und ferner noch eine Area reticularis kommen würde). Gegen die Anwendbarkeit der lateinischen Bezeichnungen spricht aber, dass zuweilen der Innenhof dunkler als der umgebende Verdichtungshof erscheint; man vergleiche z. B. die Figuren 22, 23, 32, 36 von Van der Strichts Thysanozoonarbeit (139).

Nach den einen Autoren (Boveri, R. Hertwig) kommt nun den Centrosphären die grössere morphologische und physiologische Bedeutung zu, während andere auf das Vorhandensein der Centralkörper das Hauptgewicht legen möchten. Den letzteren Autoren schliesse ich mich selbst an, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil bei den Mitosen der Gewebszellen wohl Centralkörper, aber meistens keine Centrosphären vorhanden sind.

Die Ansicht, welche ich soeben im Anschluss an v. Erlanger, v. Kostanecki und v. Siedlecki und andere vertreten habe, dass die Centralkörper Van Benedens den Centriolen oder Centralkörnern Boveris, die Markzonen des ersteren den Centrosomen des letzteren entsprechen, wird nun aber nicht von allen Autoren geteilt.

H. E. Ziegler (148) unterscheidet an der „Attraktionssphäre" eine Entosphäre und eine Ektosphäre; erstere entspricht der Markzone, letztere der Rindenzone Van Benedens. In der Mitte der Entosphäre, fährt Ziegler

fort, „wurde bei den Eiern von Ascaris megalocephala ein kleines Kügelchen beobachtet, welches Van Beneden als Centralkörperchen (Corpuscule central), Boveri als Centrosom bezeichnete. Letzterer Beobachter fand innerhalb des Centrosoms noch ein kleines Körnchen, das Centralkorn (Centriole)". Dieses Centralkorn sei dann bei anderen Objekten als Centrosom bezeichnet werden.

Ziegler schlägt nun vor, das grosse Centrosom, wie es bei Ascaris beschrieben wurde, welches stets noch ein kleines Centralkorn enthält, als Makrocentrosoma zu bezeichnen; das kleine Gebilde aber, welches bei andern Objekten als Centrosom bezeichnet wurde, will er Mikrocentrosom nennen. Die Streitfrage liesse sich dann dahin formulieren, ob das Mikrocentrosom dem Makrocentrosom oder dem Centralkorn entspricht[1]).

Ziegler nimmt demnach an, dass man bei Ascaris drei konzentrische Zonen in der Umgebung eines centralen Korns zu unterscheiden habe; solche drei Zonen, wie er sie in einer schematischen Figur darstellt, sind aber noch von keinem Untersucher dieses Objekts beschrieben worden.

B. Zustandekommen. In engem Zusammenhang mit der Frage, ob den Centralkörpern oder den Centrosphären die grössere morphologische Bedeutung zukommt, steht diejenige nach dem Zustandekommen dieser Gebilde.

Fast alle Autoren sind sich darüber einig, dass auf den Vorstadien der ersten Furchungsteilung im Centrum der Spermastrahlung ein mehr oder weniger winziges Korn zu finden ist, dessen Teilhälften an die Pole der Furchungsspindel treten.

Nach den einen Autoren, denen ich mich anschliessen möchte, ist (a) dieses im Centrum der Spermastrahlung gelegene Korn ein Centralkörper bezw. eine Centriole; die Teilhälften desselben finden sich später im Centrum des Centrosphären wieder. Die Centrosphären selbst entstehen als accessorische von dem Eicytoplasma gebildete Höfe um die Tochtercentralkörper, während oder noch vordem diese auseinander rücken. In diesem Sinne haben sich in den letzten beiden Jahren v. Erlanger (42, Seeigelei) und Mead (97, Annelidenei) ausgesprochen.

Nach Boveri und anderen Autoren dagegen ist (b) das im Centrum der Spermastrahlung gelegene Korn eine junge Centrosphäre (= Centrosom, Boveri). Die Teilhälften desselben wachsen unter bläschenförmiger Anschwellung zu hellen Kugeln heran, wobei sich in ihrem Innern ein kleines

1) Wenn letzteres der Fall wäre, könnte man nach Ziegler den Ausdruck Makrocentrosom fallen lassen und das Makrocentrosom als Centrosomenhülle (Haecker) oder vielleicht als Centralsphäre bezeichnen.

Körnchen (Centriole = Centralkörper) differenziert. Diese letztere Auffassung wird in den beiden letzten Jahren von E. Fürst, R. Hertwig, Behrens und Van der Stricht vertreten.

E. Fürst (50) bestätigt in einer mit Hülfe der Eisenhämatoxylinfärbung ausgeführten Arbeit, die aus dem Laboratorium Boveris hervorgegangen ist, die Angaben dieses Forschers in allen Punkten. Auf den ersten Stadien, wo Ei- und Spermakern als ruhende Kerne neben einander liegen, stellen sich die Strahlungscentren als sehr kleine runde, intensiv färbbare Körner dar. Genau parallel mit den Vorbereitungen der Kerne zur Teilung wachsen sie heran und werden schliesslich zu grossen Kugeln, die „in Eisenhämatoxylin durch und durch schwarz bleiben“. Wenn man die Extraktion fortsetzt, so werden die schwarzen Kugeln succesive kleiner; schliesslich werden sie zu gerade noch wahrnehmbaren Pünktchen und dann verschwinden auch diese.

Auf diese Weise haben v. Kostanecki und v. Siedlecki nach Fürst die „Centralkörper“ erhalten, welche sie auf allen Stadien der Mitose beschreiben und von denen sie annehmen, dass sie den Centriolen Boveris entsprechen. Dies mag nach Fürst in manchen Fällen in der That zutreffen; jedoch muss bemerkt werden, dass die Eisenhämatoxylinmethode für sich allein gar nicht genügt, um im Ascarisei einen exakten Nachweis von der Existenz dieser Gebilde zu erbringen. Die bei der Differenzierung immer kleiner werdende schwarze Kugel wird in einem bestimmten Moment genau dem Centralkorn entsprechen, „allein die Entfärbung macht an dieser Struktur nicht Halt, ja die Farbe scheint hier gar nicht einmal beträchtlich fester zu haften als in dem übrigen Bereich des Centrosoms. Also auch wenn dieses Korn nicht vorhanden wäre, müsste successive Entfärbung doch genau die gleiche Reihe von Bildern liefern“.

R. Hertwig (66) ist hauptsächlich durch seine Befunde an Actinosphaerium (Heliozoen) zu dem Resultat gekommen, dass die Centriolen im Lauf der Mitose zu Centrosomen bezw. Centrosphären anwachsen. Er dehnt diese Ansicht auf die Furchungszellen der Metazoen aus.

Nach Behrens (5) findet man im Forellenei, nachdem die beiden Vorkerne zum Furchungskern verschmolzen sind, an zwei diametral gegenüber liegenden Seiten desselben je ein kleines „noch nicht vielmehr als punktförmiges“ „Centrosom“, von welchem starke dichte Strahlungen ausgehen. Auf dem Stadium der Äquatorialplatte dagegen liegen an den Polen der riesigen Spindel grosse, schwach färbbare, fein granulierte Kugeln, welche „keinerlei stärker färbbares Centralkorn“ enthalten sollen. — Ich erlaube mir dazu zu bemerken, dass His auf der Tübinger Anatomenversammlung (Pfingsten 1899) Präparate von allerdings späteren Furchungs-

spindeln des Forellenkeims demonstriert hat, welche die deutlichsten Centralkörper bezw. Centralkörner zeigten.

Eine der Boverischen Auffassung nahe stehende wird auch von Van der Stricht vertreten. Nach seiner Beschreibung wird das Spermocentrum des Thysanozooneies durch ein einfaches, homogenes, stark färbbares Kügelchen repräsentiert. Dieses Kügelchen wandelt sich weiterhin in eine Art Bläschen um, welches eine weniger stark färbbare Substanz einschliesst, in deren Mitte man ein oder zwei safraninophile Körnchen findet; die Körnchen sind die Centralkörper, welche von ihrer Markzone umgeben sind. Nach Van der Stricht stammt wahrscheinlich auch die spätere Rindenzone der Attraktionsphäre von dem homogenen Kügelchen ab.

C. Weiteres Verhalten der Centrosphären vom Stadium des Muttersterns an und Entstehung der Tochtercentrosphären; hierüber lässt sich zusammenfassend folgendes aussagen.

Vom Stadium des Muttersterns an nehmen die Centrosphären mehr oder weniger stark an Grösse zu. Ihr Gefüge lockert sich; während es bis dahin häufig engmaschig war, wird es jetzt allmählich weitmaschig.

Sodann treten die Tochtercentrosphären auf; ihre Bildungsweise ist noch sehr umstritten.

Nach der verbreitetsten Ansicht (a) verdoppeln sich die Centralkörper und umgeben sich im Innern der Muttercentrosphären mit einer Tochtersphäre. Diese Tochtersphäre teilt sich, indem die Centralkörper auseinanderrücken. Die Centralkörper sind nach dieser Ansicht „permanente Organe“ (Van Beneden).

Nach einer anderen Anschauung (b) wachsen die Centralkörper der Muttersphären, indem sie bläschenförmig anschwellen, zu den Tochtersphären heran, wobei sich im Innern der letzteren neue Centralkörper ausbilden.

Nach beiden Ansichten (a und b) gehen die Muttersphären zu Grunde; vielfach wird beschrieben, dass sie sich gegen Ende der Mitose stark ausweiten und dass die Tochterkerne in sie hineingelangen.

Einer dritten Meinung (c) zufolge, die früher von Boveri und Wilson vertreten wurde, bilden sich die Muttercentrosphären während der Anaphasen stark an Grösse zurück und teilen sich in diesem Zustande; mit Bezug auf das Verhalten, welches die Centralkörper nach Wilson während dieses Vorgangs zeigen, vergl. den vorigen Bericht pag. 338. Diese Ansicht (c) hat in den letzten beiden Jahren keine Zustimmung gefunden.

Dagegen haben sich im Sinne der unter a angeführten Meinung neuerdings v. Erlanger, His, Mead, Vejdowsky und Mrázek ausgesprochen.

Nach v. Erlanger (42) ist bei der ersten Teilung des Seeigeleies das Gefüge der Centrosphäre bis zum Stadium des Muttersterns „feinschaumig"; von da an wird es allmählich „grobschaumig". Um den Centralkörper treten dickwandigere, besonders färbbare Alveolen auf. Dieselben nehmen während der Wanderung der Tochterchromosomen nach den Polen an Zahl zu und gruppieren sich um den nunmehr geteilten Centralkörper zu einem nieren- oder linsenförmigen Gebilde. Auf einem weitern Stadium bemerkt man in der Mitte einer jeden mittlerweile senkrecht zur Spindelachse abgeplatteten Centrosphäre eine kleine Spindel, an deren Polen die Tochtercentralkörper liegen. — Nach Abschluss der Zellteilung sind die Tochterkerne ganz in die sehr locker gefügten Centrosphären hineingelangt. Die kleinen Spindeln des vorhergehenden Stadiums sind verschwunden und es ist v. Erlanger von nun an nicht mehr geglückt, die Centralkörper aufzufinden, welche, wie die Prophasen der zweiten Teilung lehren, an die Pole der Tochterkerne wandern.

His (68) giebt von dem Verhalten der Centrosphären in den Anaphasen nach Beobachtungen an Furchungszellen des Forellenkeims eine Darstellung, „die (His) in ihrem thatsächlichen Inhalt mit der von Henneguy übereinstimmt". Er beschreibt, dass gleichzeitig mit dem Auseinanderrücken der Chromosomen, zum Teil noch während des Bestehens der Äquatorialplatte die bis dahin kaum unterscheidbaren Centrosphären (Innenhöfe oder Areae lucidae, His) mehr und mehr hervortreten; schliesslich werden sie zu ansehnlichen runden Feldern, welche jedes von einem dunkeln Verdichtungshof umsäumt erscheinen. Die Chromosomen kommen bei ihrem Auseinanderrücken dem Verdichtungshof allmählich näher, erreichen ihn, werden in ihn aufgenommen und gelangen schliesslich nach Durchsetzung des Ringes in die hellen Centrosphären, in denen sie sich zum Knäuel zusammenfügen. Später entsteht in der Umgebung des Knäuels ein hyaliner Plasmabezirk von querovaler Gestalt; über die Bedeutung dieser Bildung s. pag. 477.

Die Struktur der Centrosphären ist anfangs feinmaschig, später wird sie grobmaschig. In ihrem Innern treten Tochtersphären in der Umgebung der geteilten Centralkörper in Form sekundärer Verdichtungshöfe auf; gleichzeitig weiten die Centrosphären sich mehr und mehr aus, bis sie sich schliesslich randwärts verlieren.

Dies ist ein Verhalten, welches man nach His demjenigen von sich folgenden Ringwellen vergleichen kann. Um die Centralkörper herum

kommt es zu einer Verdichtung bezw. zu einem dichtern Zusammenströmen des Plasmas; die primäre Verdichtungswelle breitet sich nach Art einer Ringwelle aus, immer weitere Kreise beschreibend; während sie dem Zellenrande zustrebt, entstehen in ihrem Innern neue Wellenringe, die nach denselben Gesetzen sich weiter entwickeln. — Soviel steht fest, dass die Tochtersphären neue Bildungen sind, die nicht aus der Teilung der alten Sphäre sich ableiten lassen.

Vejdowsky hat bei Rhynchelmis bereits 1888 beschrieben, dass die Tochtercentrosphären (Töchterperiplaste, Vejdowsky) bei jeder Teilung neu entstehen; neuerdings hat er, zusammen mit Mrázek (142), seine alten Angaben nachgeprüft und sie in allen Punkten bestätigt gefunden.

Bei Rhynchelmis sieht man schon auf demjenigen Stadium, wo die beiden Pronuclei sich aneinander gelegt haben, auf entgegengesetzten Seiten derselben zwei sehr grosse Kugeln (Periplaste), in deren Centrum sich ein kleines intensiv färbbares Korn (Centrosom, Vejdowsky und Mrázek) findet, welches seinerseits von einem hyalinen Kügelchen, dem Tochterperiplast, umgeben ist.

Der Tochterperiplast beginnt nun stark zu wachsen, während der Mutterperiplast unverändert bleibt; ersterer erreicht seine grösste Ausdehnung zur Zeit der Bildung der Tochterkerne, wo er den Mutterperiplast verdrängt und seine Stelle eingenommen hat.

Von jetzt an wird er wieder zum Mutterperiplast. Um das Centrosom beginnt sich von neuem ein Hof (Tochterperiplast) auszubilden. Das Centrosom teilt sich innerhalb desselben; die Teilhälften rücken auseinander. Die Teilung des Tochterperiplasts folgt diesem Vorgang unmittelbar nach. Der Tochterkern dringt in die Substanz des Mutterperiplastes ein und schiebt sich zwischen die beiden Tochterperiplaste.

Vejdowsky und Mrázek schliessen aus den dargestellten Vorgängen, dass nicht nur das Centrosom sondern auch der Periplast konstante Organula des Eies sind.

Als eine Besonderheit des Rhynchelmiseies erscheint mir das Auftreten des ersten Tochterperiplastes der obigen Schilderung; im übrigen stimmen die Verhältnisse mit denjenigen überein, wie wir sie seit 1888 bei vielen anderen Tieren kennen gelernt haben.

Am Schlusse ihrer Mitteilung erklären Vejdowsky und Mrázek, dass ihr „Centrosom" keinesfalls dem gleichnamigen Körperchen Boveris und dem „corp central" Van Benedens entspräche, vielmehr einzig und allein das vorstelle, was man als Centriole bezeichnet habe; sie schliessen sich demnach der allgemeinen Ansicht nicht an, nach welcher Centralkörper und Centriole verschiedene Namen für dasselbe Gebilde sind.

Als Vertreter der zweiten, oben unter b aufgeführten Ansicht ist R. Hertwig zu nennen; hierher auch Lillie (89).

Nach der Meinung von R. Hertwig, die er sich hauptsächlich bei Actinosphaerium gebildet hat, treten in den Muttercentrosphären gegen Ende der Teilung zwei Centralkörper neu auf. Diese bleiben allein von der Muttercentrosphäre übrig und liefern, indem sie bläschenförmig anschwellen, die Centrosphären der nächsten Teilung. Der Prozess wiederholt sich bei jeder Teilung.

Die Arbeit von Lillie (89) betrifft zwar nicht Furchungs- sondern Richtungsspindeln, wird jedoch wegen ihres Inhalts am besten hier aufgeführt. Lillie beschreibt, dass sich in der Metaphase der ersten Richtungsteilung des Unioeies an den Polen der Spindel Centralkörper finden, welche von zwei konzentrischen Kugeln, einer Innensphäre (Centrosphäre, Ref.) und einer Aussensphäre (Hof der Centrosphäre, Ref.) umgeben sind. Innen- und Aussensphäre werden anfangs durch ein Mikrosomenstratum von einander abgegrenzt. Gegen Schluss der Anaphase aber zeigt sich die Innensphäre von einer ununterbrochenen Membran umgeben. Diese Membran entsteht teilweise durch eine Verschmelzung des inneren Mikrosomenstratums, hauptsächlich aber dadurch, dass sich die Grundsubstanz der Markzone peripher anhäuft.

In den Prophasen der folgenden zweiten Richtungsteilung finden sich in der erhalten gebliebenen Innensphäre zwei Centralkörper, die sich jeder aus mehreren in eine homogene Grundsubstanz eingebetteten Körnchen zusammensetzen. Indem die Centralkörper auseinanderrücken, formt sich die alte Innensphäre zu einer Spindel zwischen ihnen um (vergl. hier pag. 492). Die Körnchen, welche die beiden Centralkörper zusammensetzen, teilen sich weiter, wobei sie an Grösse zunehmen und ordnen sich dann in Form einer Kugelschale an. Diese Kugelschale wird zu dem Mikrosomenstratum, welches die neue Innensphäre begrenzt. Eines der Körner ist als Centralkörper der neuen Innensphäre zurückgeblieben.

2. Richtungsspindeln.

Bei den Richtungsspindeln einiger Tiere konnten Centralkörper und Centrosphären bisher nicht nachgewiesen werden; von Carnoy und Lebrun (23) werden sie neuerdings in Eiern von Urodelen, von Behrens (5) im Forellenei vermisst. Andererseits wurden auch in den beiden letzten Jahren zahlreiche Richtungsspindeln beschrieben, an deren Polen unzweifelhafte Centralkörper und Centrosphären vorhanden sind.

Die Richtungsspindeln von Ascaris sind neuerdings von E. Fürst (50) auf derartige Bildungen hin sehr genau untersucht worden. Bei den

„Centrosomen", die von verschiedenen Autoren (Lebrun, Haecker, Sala, v. Erlanger, Carnoy und Lebrun) bei diesem Objekt beschrieben worden sind, handelt es sich nach Fürst meistens um Körnchen, für deren Centrosomennatur Beweise nicht beizubringen sind. Dagegen konstatierte Fürst selbst, dass bei Ascaris megalocephala Richtungsspindeln ganz vom Habitus der Furchungsspindeln mit Centrosphären und mächtigen Strahlungen vorkommen können. Diese interessante Abnormität wurde von Fürst zweimal beobachtet, einmal bei einer ersten und einmal bei einer zweiten Richtungsspindel.

Abgesehen von diesem Befund ergaben zwei Eiröhren folgende Besonderheiten. In den sehr kompakt erscheinenden, ringsum scharf begrenzten und relativ schwach gefaserten Richtungsspindeln zeigte sich in einem geringen Abstand von den Polen je ein kleines rundliches Körnchen, von dem häufig ein schwarz gefärbtes Fädchen zu den Chromosomen hinzog. Dieses Körnchen wird von Fürst als „Centralkorn" aufgefasst.

Eine grössere Anzahl von Autoren (Julin, Brauer, Rückert, Carnoy und Lebrun, v. Klinckowström) schreiben bekanntlich den „Polkörperchen" der ersten Richtungsspindel einen nuklearen Ursprung zu. Nach Van der Stricht (139) machen sie im Thysanozoonei ursprünglich einen Teil der Kermembran aus. Es sind homogene Körper, welche sich wachsend in Centralkörper und Centrosphäre (Markzone der Attraktionssphäre) differenzieren; wahrscheinlich stammt auch der die Centrosphäre umgebende Verdichtungshof (Rindenzone der Attraktionssphäre) von diesem Korn ab.

Dagegen nehmen nach Mead (97) die Centralkörper der ersten Richtungsspindel bei Chaetopterus, einem Anneliden, ihre Entstehung aus dem Cytoplasma, in folgender Weise. In reifen Eiern entwickeln sich kurze Zeit, nachdem dieselben in Seewasser abgelegt sind, durch eine Umordnung der Filarmasse eine grosse Anzahl von Strahlungen. Zwei von diesen Strahlungen (primary asters) fahren fort sich zu entwickeln und liegen schliesslich an den Polen der ersten Reifungsspindel, während die übrigen allmählich verschwinden. Nur in den primären Asteren sind deutliche Centralkörper nachweisbar; dieselben sind nach Mead offenbar de novo aus dem Cytoplasma entstanden.

3. Gewebszellen.

Eine grössere Diskussion hat in den beiden letzten Jahren über die Centralkörper in den Hodenzellen von Helix stattgefunden.

Bolles Lee hatte zuerst das Vorhandensein von Centralkörpern bei diesem Objekt gänzlich geleugnet, später aber, nachdem E. Godlewsky

Centralkörper bei Helix beschrieben und abgebildet hatte, seine Angabe dahin abgeändert, dass allerdings mit Eisenhämatoxylin färbbare Körperchen, corpuscules sidérophiles, an den Polen der Spindel gefunden werden können; diese Körperchen repräsentieren die Centralkörperchen der Autoren; sie sind jedoch weder durch ihre Zahl noch durch ihre Lage konstant, es sind keine permanenten Organe der Zelle und sie stammen nicht aus dem Cytoplasma sondern aus dem Kern.

Für Murray (104) dagegen waren „Centrosomen“ vom Beginn der Mitose an nachweisbar; seine Beschreibung wird später pag. 506 referiert; vergl. auch oben pag. 482.

Ebenfalls vom Rath (116) erklärt, dass er ganz unverkennbare Centralkörper bei sämtlichen Mitosen der Spermatogonien und Spermatocyten gefunden habe. Sehr häufig sah er sie auch in völlig ruhenden Zellen; sie waren in letzteren Fällen immer in der Einzahl vorhanden und relativ klein. Die corpuscules sidérophiles von Bolles Lee und die Centralkörper sind von einander völlig unabhängige und verschiedenartige Gebilde, die nur bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin ein gleiches Aussehen gewinnen und dadurch zu falschen Schlussfolgerungen Anlass geben können.

Bolles Lee erwidert (83), dass seinen Schlüssen durch die Beobachtungen von Murray und vom Rath ihr Wert nicht genommen werde. Es genüge keineswegs, die Existenz von Körperchen im Cytoplasma zu demonstrieren; diese Demonstration habe er selbst „ad nauseam“ ausgeführt; es müsse vielmehr gezeigt werden, dass dieselben Körperchen, die sich im Cytoplasma permanent erhalten, bei Beginn der Mitose sich an die Spindelpole begeben.

Es muss zugegeben werden, dass dieser Nachweis bisher weder durch Murray noch durch vom Rath erbracht ist. Ich bemerke aber, dass ich auf Grund von Präparaten, die ich in letzter Zeit angefertigt habe, in der Lage bin, ihn in der von Bolles Lee verlangten Ausdehnung liefern zu können (wie ich ihn übrigens schon früher für die Zellen des Salamanderhodens geliefert habe).

Dafür, dass die Centralkörper auch bei Helix permanente Organe der Zelle sind, spricht übrigens schon ganz entschieden der Anteil, welchen sie, wie inzwischen v. Korff beschrieben hat, auch hier an der Histogenese der Spermien nehmen.

Gegenüber vom Rath, welcher angiebt, dass sie in den ruhenden Hodenzellen einfach seien, konstatiere ich, dass ich sie hier stets doppelt gefunden habe; auch v. Korff hat in den Spermatiden doppelte und häufig sogar dreifache Centralkörper beobachtet.

Bei Gewebszellen findet man an den Spindelpolen meist nur kleine „Centralkörper". Andere Male beobachtet man jedoch auch hier grössere kugelige Gebilde, in deren Centrum ein kleines Korn gelegen ist. Die meisten Autoren werden wohl geneigt sein, die Körner in diesen Fällen als Centralkörper und die Höfe als accessorische Bildungen des Cytoplasmas anzusprechen. Von E. Fürst und Murray, zwei Schülern Boveris, werden dagegen diese Höfe im Sinne Boveris als Centrosomen, die Körner als Centralkörner oder Centriolen bezeichnet.

E. Fürst (50) hat ausser den Eizellen (s. pag. 498) auch Spermatocyten und Spermatogonien von Ascaris megalocephala untersucht. In den Spermatocyten hatte Van Beneden zuerst grosse, in gewissen Stadien kugelige, in andern mehr abgeplattete Körper dargestellt. O. Hertwig fand dagegen sehr viel kleinere Körperchen, die, wie eine Vergleichung der Bilder beider Autoren ergiebt, nur centrale Differenzierungen in den von Van Beneden abgebildeten Kugeln darstellen. In der That hat schliesslich Brauer eine Beschreibung geliefert, welche die Angaben beider Forscher bestätigt und vereinigt; er fand die grosse Kugel Van Benedens und in dieser Kugel ein kleines Korn, entsprechend dem Centralkorn, welches Boveri in den Centrosomen der Ascariseier beschrieben hatte.

Das Resultat der Untersuchungen von Fürst war eine volle Bestätigung der Angaben von Brauer. Wie bei den Eiern, so führt auch bei den Spermatocyten die Eisenhämatoxylinfärbung zur Darstellung einer grossen, durch und durch schwarzen, auf schärfste begrenzten Kugel. „Bei weiterer Extraktion entfärbt sich die Kugel konzentrisch, genau wie im Ei, und man kann auf diese Weise, wie dort, „Centralkörper" von ganz beliebiger Grösse herstellen."

Sehr merkwürdige Beobachtungen machte Fürst an den Ovogonien von Ascaris. An den ausgebildeten Spindeln dieser Zellen erscheinen die Centrosomen niemals vollkommen kugelig, sondern stets in der Richtung der Spindelachse abgeplattet. Sie besitzen die Form bikonvexer Linsen, wobei die nach innen gekehrte Fläche beträchtlich stärker gewölbt ist als die äussere. Eine weitere Eigentümlichkeit gegenüber den Eiern und Spermatocyten ist die, dass auch bei sehr geringer Extraktion das Centrosom doch nicht völlig schwarz bleibt, sondern einen dunkelgrauen Ton annimmt, wodurch das hier sehr grosse Centralkorn ohne weiteres nachweisbar wird. Dasselbe zeigt sich stets gegen die Aussenfläche der Centrosphäre verschoben.

Vom Stadium der Metakinese an nimmt die Abplattung der Centrosomen zu.

Nach erfolgter Teilung werden sie zu ganz platten Scheiben, die zuletzt bei seitlicher Ansicht wie eine in der Mitte verdickte Linie aussehen

und deren Länge mehr als den halben Durchmesser der ganzen Zelle betragen kann. Das Centralkorn macht diesen merkwürdigen Formenwandel nicht mit und ist noch in der ganz platten Scheibe als ein einfaches kugeliges Körnchen zu sehen.

Murray (104) fand bei den Spermatocyten von Helix im Innern des Nebenkernes auf dem Stadium, wo die Chromosomen sich differenzieren, zwei kleine schwarze Körner („Centrosomen", Murray). Diese rücken im Beginn der Mitose auseinander und begeben sich an zwei gegenüberliegende Pole des Kerns, wobei sie kontinuierlich an Grösse zunehmen. Man erhält nunmehr nach Murray bei geringgradiger Differenzierung grosse schwarze scharf begrenzte Kugeln; diese nehmen, wenn die Differenzierung fortgesetzt wird, allmählich an Grösse ab, bis schliesslich nur ein kleines Korn (Centralkorn oder Centriole) nachbleibt. Nach Murray entspricht das Verhalten der „Centrosomen" genau demjenigen, welches Fürst bei den Eiern von Ascaris beobachtet hat.

An dieser Stelle sind schliesslich noch die Beobachtungen anzuführen, welche Ballowitz von Epithelzellen des Mantels, der Pharyngeal- und Cloakenhöhle von Salpen beschrieben hat. Ballowitz fand in den ruhenden Zellen grosse, kreisrunde deutlich abgegrenzte „Sphären", welche die Konkavität der sichelförmig gestalteten Kerne ausfüllen und in ihrem Innern die Centralkörper enthalten. Wenn die Centralkörper im Beginn der Mitose auseinanderrücken, teilt sich die Muttersphäre in zwei Tochtersphären; diese letzteren sind jedoch stets beträchtlich kleiner und auch lange nicht so deutlich abgegrenzt wie die Muttersphäre. Erst wenn der geteilte Kern wieder zur Ruhe zurückkehrt, wächst die Sphäre Hand in Hand mit dem Wachstum von Kern und Zelle und gleicht bald an Grösse, Begrenzung und Aussehen der Sphäre der Mutterzelle.

Aus dieser Schilderung scheint mir hervorzugehen, dass die sog. „Sphären" des Salpenepithels mit den Centrosphären bezw. Centrosomen der Furchungszellen jedenfalls nicht homologisiert werden dürfen (was übrigens auch von Ballowitz nicht geschieht); denn diese letzteren sind während der Teilung gross und deutlich, während der Zellenruhe aber häufig überhaupt nicht nachweisbar.

VI. Einiges über die Polstrahlen.

Die Bildungsweise der Polstrahlen habe ich in meinem vorigen Bericht ausführlich erörtert und mich dabei denjenigen Autoren angeschlossen, welche annehmen, dass die Strahlen als neue Strukturen von den Centralkörpern auswachsen. In dem gleichen Sinn und gegen die Vorstellung,

dass die Strahlen vorgebildet in der Zelle vorhanden seien, haben sich in den letzten beiden Jahren mehrere Autoren, Ziegler (148), His (68), Vejdovsky und Mrázek (142), Fischer (46) ausgesprochen.

Fischer (46) findet, dass die Entwickelung der Strahlung durch ihre frappante Ähnlichkeit mit dem Wachstum der von ihm auf künstlichem Wege dargestellten Strahlungen (vergl. unten pag. 531) überrascht. Dem gegenüber werde ich unten pag. 534 auf einen prinzipiellen Unterschied in der Wachstumsweise beider hinweisen.

M. Heidenhain (63) behandelt das Verhältnis zwischen molekularer und histologischer Struktur und geht dabei auch auf die Frage ein, ob es gerechtfertigt sei, in bestimmten Fällen aus der Unsichtbarkeit der Polstrahlen zu schliessen, dass sie überhaupt nicht vorhanden seien. Er giebt dem gegenüber zu bedenken, dass mit abnehmender Grösse der Zellen die Struktur immer mehr einschrumpfen müsse, bis sie schliesslich bei kleinen Zellen auf dem Gebiet des Molekularen zu liegen komme.

Während bisher stets beobachtet wurde, dass die Polstrahlen aus dem Cytoplasma entstehen, entwickeln sich diejenigen der ersten Richtungsspindel des Urodeleneies nach Carnoy und Lebrun (23) auf Kosten des „karyoplasmatischen Netzwerks", sind also ein Produkt des Kerns und nicht des Cytoplasmas. Sie treten auf, wenn die ersten Anzeichen der Spindel vorhanden sind. Und zwar sind sie entweder von Anfang auf die beiden Pole centriert; oder aber sie sind zunächst auf die Spindel als Ganzes gerichtet, als wenn diese eine Rolle spielte, wie sie für gewöhnlich dem „Centrosom" zukommt; auch in letzterem Fall konvergieren sie später nach den beiden Polen.

VII. Membranbildung, Zellplatten, Zwischenkörperchen.

His (68) verfolgte die Membranbildung zwischen den Blastomeren des Forellenkeims und stellte fest, dass dieselbe stets ausserhalb des Strahlenbereichs der Astrosphären erfolgt, bezw. nachdem vorhandene Strahlen sich entspannt und in ein Gerüst aufgelöst haben. Die membranösen Grenzschichten bilden sich durch lokale Verdickung und Verschmelzung der Gerüstbälkchen.

Für das Studium der Membranbildung erweisen sich die früheren Furchungsstufen besonders günstig. Die Tochterzellen werden durch einen unregelmässigen, dunklen Streifen halbiert, der senkrecht zur Spindelachse verläuft. Dieser Streifen ist die sogenannte Zellplatte der Autoren, und zwar entspricht er im weitaus grössten Teil seiner Ausdehnung einer protoplasmatischen Zellplatte im Sinne Carnoys. Nur ein schmaler Teil des

selben schneidet die Spindel. Der Streifen ist peripheriewärts zweizeilig, d. h. er besteht hier aus zwei durch einen hellen Zwischenraum getrennten Streifen. Im Bereich der letzteren zeigen die Bälkchen des Plasmagerüstes verdickte Knotenpunkte und zahlreiche Querverbindungen; in dem helleren Zwischenraum erscheinen die Maschenräume ausgeweitet.

Die Membranbildung im Bereich der Verbindungsfasern wird mit einer Umgestaltung derselben eingeleitet. Die Verbindungsfasern verlieren ihre regelmässigen Fadenformen, sie werden stellenweise dünner, stellenweise dicker und gehen im Bereich der Platte transversale Verbindungen mit einander ein.

Auf dem Stadium, wo der Keim dreischichtig ist, sind die Blastomeren zum Teil schon umsäumt, zum Teil noch offen mit einander in Verbindung. Soweit letzteres der Fall ist, bestehen sie eine jede aus einem dichter gefügten Innenteil und einer helleren, den Zusammenhang mit den Nachbarn vermittelnden Randzone. Beide Abschnitte zeigen eine feinmaschige Gerüststruktur mit vorwiegend strahliger Anordnung der Bälkchen. Innerhalb der helleren, die Blastomeren verbindenden Zwischenstrassen oder Diasteme (von *διάστημα*, Zwischenraum) treten weiterhin die trennenden Scheidewände auf. Diese entwickeln sich aus verdichteten Strecken des Plasmagerüstes, bald als einfache, bald als doppelte Streifen, zackig und von wechselnder Dicke. Da, wo zwei Grenzplatten neben einander herlaufen, bleiben sie durch Zwischenbälkchen verbunden und geben auch dadurch zu erkennen, dass sie ihrem Wesen nach Bestandteile des allgemeinen Plasmagerüstes sind.

R. W. Hoffmann (69) bemühte sich an verschiedenen Objekten (Hydroidpolypen, hauptsächlich Obelia, Embryonen von Limax, Lachs und Forelle), „die Beschaffenheit der Zellplatte genauer zu studieren, ihre weitere Umwandlung zu verfolgen und vor allem festzustellen, auf welchen Teil der Zellplatte der Flemmingsche Körper zurückzuführen ist, sowie ob er bei dem Modus der Zellteilung irgend welche aktive Rolle spielt".

Nach Hoffmann können bei den von ihm untersuchten Zellen Zellplatten in allen Abstufungen angelegt werden. Am frühesten kommt von der Zellplatte die plaque fusoriale (Carnoy), Spindelplatte (Hoffmann) zur Ausbildung. Dieselbe entsteht aus spindelförmigen Verdickungen, welche an den Verbindungsfasern im Äquator auftreten. Indem sie sich immer mehr verdicken, bis sie sich berühren, können sie zu einer festen Platte mit einander verschmelzen. Die plaque cytoplasmique, Cytoplasmaplatte (Hoffmann) entwickelt sich, wie schon Carnoy beschrieben hat, als Fortsetzung der Spindelplatte aus Körnchen, die frei im Cytoplasma entstehen.

Sowohl die Cytoplasmaplatte wie die Spindelplatte kann rudimentär sein. Wie weit die Cytoplasmaplatte sich peripherwärts ausbreitet, hängt davon ab, wann die Einschnürung am Äquator der Zelle auftritt. Wenn die Spindelplatte rudimentär bleibt, so zeigen entweder nur wenige Fäden äquatoriale Verdickungen; oder die Verdickungen treten am grössten Teil der Fäden auf, behalten jedoch so geringe Dimensionen, dass sich die einzelnen Elemente niemals berühren und mit einander verschmelzen können.

Die Teilung erfolgt in diesen Fällen gewöhnlich durch Zelleinschnürung, durch welche die Zellplatte (Cytoplasma- und Spindelplatte) halbiert werden kann. Die Aufgabe der Cytoplasmaplatte besteht dann darin, den Zellleib, diejenige der Spindelplatte die Verbindungsfäden zu teilen.

In anderen Fällen treibt die Einschnürung die Spindelfasern vor sich her; die Verdickungen der letzteren werden dann zu einem Flemmingschen Körper zusammengedrängt; dieses ist also eine rudimentäre Spindelplatte, welche keine Bedeutung für die Zellteilung mehr hat, im Gegenteil diesem Vorgang in vielen Fällen eher hinderlich zu sein scheint.

Gleichzeitig mit der eben referierten Abhandlung erschien eine Arbeit von Ballowitz (2), in welcher er nach einer ausführlichen Litteraturübersicht über das Flemmingsche Zwischenkörperchen, die Entstehung desselben bei der Teilung der Körperepithelien von Salpen, wie folgt, schildert. In den Schlussphasen des Dyasters, bei eben beginnender Zelldurchschnürung, treten zunächst an den mittelsten, dann auch an den benachbarten Verbindungsfasern längliche, spindelförmige Anschwellungen auf. Diese werden später gedrungener und nehmen die Form kleiner, dicker, kurz-stäbchenförmiger Gebilde an, welche sich mit Eisenhämatoxylin stark färben. Durch den Fortgang der Zelleinschnürung werden sie schliesslich zu einem Flemmingschen Zwischenkörperchen zusammengedrängt.

Ebenso wie Hoffmann hat auch Ballowitz die Überzeugung gewonnen, „dass den äquatorialen Faserverdickungen die Aufgabe zufällt, den achromatischen, zwischen den Chromosomenhälften ausgespannten Faserapparat in zwei genau gleiche Hälften zu teilen". Er will diese Faserverdickungen daher als „Halbierungsknötchen" bezeichnen. Ausserdem schreibt er ihnen noch folgende, für das Zellenleben wichtige Rolle zu. Er vermutet, dass bei der Ausbildung des achromatischen Faserapparates Stoffe verbraucht werden und Stoffwechselprodukte entstehen müssen, welche für die Tochterzellen unnütz oder gar schädlich sein können. Diese verbrauchten Stoffe des achromatischen Apparates werden in den Halbierungsknötchen angesammelt und kondensiert, um in dem aus den Halbierungsknötchen hervorgegangenen Zwischenkörperchen zur Ausscheidung zu

gelangen. Ballowitz erblickt in dem Zwischenkörper also „einen Auswürfling, eine Art Exkretionsprodukt“.

In einer Nachschrift zu seiner etwas später erschienenen „Zellenstudie am Salpenepithel“ (3) bespricht Ballowitz den Aufsatz von R. W. Hoffmann.. Statt der Ausdrücke Spindelplatte und Cytoplasmaplatte, welche dieser Autor in Übersetzung von plaque fusoriale und plaque cytoplasmique (Carnoy) anwendet, schlägt Ballowitz die Bezeichnungen Faserplatte und Aussenplatte vor. Er bestreitet gegenüber Hoffmann, dass bei tierischen Zellen durch Vereinigung der „Halbierungsknötchen“ eine feste Platte und aus dieser eine Membran entstehen könnte. Das gilt nur für die Mitose pflanzlicher Zellen, bei welchen sich im Äquator der Fasern Knötchen (Dermatosomen) bilden, die sich vergrössern und dann zu der Zellenscheidewand verschmelzen, welch letztere durch ihre Vereinigung entsteht. Wenn man homologisieren will, so kann man nur die Dermatosomenplatte der Pflanzen mit der Faserplatte der Tiere und die Zellscheidewand der Pflanzen mit der Zwischenkörperbildung der Tiere vergleichen. Der Flemmingsche Zwischenkörper kann nach Ballowitz keine „rudimentäre Spindelplatte“, sondern nur ein Zellhautrudiment sein.

VIII. Besondere, abnorme und degenerierende Mitosen.

Marwedel (93) gelang es im entzündeten Knochenmark des Kaninchens bei Riesenzellen, bei denen bisher nur pluripolare Teilungen beobachtet wurden, „zwei unzweifelhafte Fälle von bipolarer Mitose“ aufzufinden. Daraus, dass öfter neben einander liegende Riesenzellen mit „mitotischen“ Kernen vorkommen, glaubt er schliessen zu dürfen, „dass solche bipolaren Teilungen nicht zu abnormen Raritäten im Mark zu rechnen sind“.

Nach His (68) können ganz allgemein in Syncytien, wo das Wirkungsgebiet der Centren nicht durch Grenzschichten abgeschlossen ist, pluripolare Mitosen dadurch entstehen, dass benachbarte Strahlengebiete in einander übergreifen und sich zur Bildung mehrpoliger Spindelsysteme verbinden (68, pag. 460; vergl. auch pag. 420). „Wie Syncytien als Folgezustände verzögerter Zellteilung auftreten können, so können sich bei Verzögerung pluripolarer Kernteilungen Kernkonglomerate und Riesenkerne entwickeln. Gemäss der analogen Bildungsweise können wir sie den Syncytien als Synkaryen oder Synkaryosen an die Seite stellen, ein Riesenkern ist seiner Entstehung nach ein Synkaryon“ (68 Satz 20, pag. 464). Die Begründung dieses Satzes hat His in seinem Aufsatze über den Periblast der Selachier gegeben (vergl. den vorigen Bericht pag. 357).

Raffaele (115) beschreibt, dass die pluripolaren Teilungen in der Frühperiode des Dottersyncytiums von Knochenfischeiern (Labrax, Belone)

dadurch zustande kommen, dass Kerne, die von einer doppelten Strahlung begleitet sind, sich zu Gruppen oder Ketten zusammenlagern. Die pluripolaren Mitosen mit allen ihren vorkommenden Mitosen sind mehr oder weniger synchrone Mitosen der auf diese Weise entstehenden Kernkomplexe oder Riesenkerne.

Van der Stricht (140) giebt eine Beschreibung mehrerer interessanter Anomalien, welche im Ei von Thysanozoon um die Zeit der Richtungskörperbildung auftreten.

Das erste Kapitel handelt von mehrpoligen Richtungsteilungen. Van der Stricht beginnt (nach einer ausführlichen Litteraturübersicht) die Schilderung seiner Beobachtungen mit einem Stadium, wo an dem Keimbläschen, dessen Membran noch intakt ist, drei Attraktionssphären aufgetreten sind; von diesen letzteren kann man mit Bestimmtheit sagen, dass sie ovulären Ursprungs sind. An dieses Stadium schliessen sich dreipolige Spindeln an, welche ein verschiedenes Aussehen darbieten können. Entweder sind ausser den drei Polen auch drei Spindeln vorhanden, indem jeder Pol das Ende von zwei Spindeln bildet; die dreipolige Figur kann in diesem Fall als „geschlossen" bezeichnet werden. Diesen geschlossenen stehen die „offenen" dreipoligen Spindeln gegenüber, bei denen sich drei Attraktionssphären, aber nur zwei Spindeln finden; an einer Sphäre endigen zwei, an den beiden andern nur eine Spindel. In gleicher Weise kann man vierpolige „geschlossene" und „offene" Figuren unterscheiden. Die Chromosomen sind auf diese Figuren, welche sämtlich erste Richtungsspindeln darstellen[1]), in verschiedener Weise verteilt. Ihre Zahl ist die doppelte der Normalzahl; sie kehren diejenigen Charaktere heraus, welche den Chromosomen der zweiten Richtungsspindel zukommen. Ferner haben diese pluripolaren Figuren sämtlich die gleichzeitige Bildung von zwei Richtungskörpern zur Folge.

In einem zweiten Kapitel berichtet Van der Stricht über Anomalien des Spermocentrums (Dreiteilung desselben) und weiter über einen Fall, in welchem sich das Ovocentrum, welches nach der Ausstossung des ersten Richtungskörpers im Ei zurückblieb, in vier Tochtersphären geteilt hatte.

Mit Bezug auf die beiden letzten Kapitel, welche anormale Richtungskörper (falsche und Riesenrichtungskörper) und „doppelte oder multiple Eier" betreffen, muss ich auf „Befruchtung" verweisen.

In einem weitern Aufsatz (141) schildert Van der Stricht die Erscheinungen, unter welchen Eier von Thysanozoon auf dem Stadium der ersten oder zweiten Richtungsspindel zu Grunde gehen, mit besonderer Berücksichtigung der Veränderungen, welche die Attraktionssphäre erleidet.

---

[1]) Ein ausgestossener erster Richtungskörper ist nicht nachzuweisen.

An dieser letzteren zeigen sich im Bereich ihrer Kortikalzone Degenerationserscheinungen schon zu einer Zeit, wo die chromatische und achromatische Figur noch ein völlig normales Aussehen darbieten. Die Kortikalzone nimmt an Volumen zu, verlängert sich, gewöhnlich in der Richtung der Spindelachse, andere Male aber auch senkrecht zu dieser und wird gleichzeitig stärker lichtbrechend. Erst, wenn diese Veränderungen ihr Maximum erreicht haben, beginnen die Polstrahlen zu schwinden und zwar in centripetaler Richtung.

Auf einem weiteren Stadium, während dessen das Fadengerüst des Cytoplasmas untergeht und die Dotterkörner stark alteriert werden, erleiden die Chromosomen eine Fragmentierung und gleichzeitig eine Art Atrophie; die achromatische Figur verschwindet; die Attraktionssphären dagegen bewahren ein nahezu normales Aussehen.

Auf einem dritten Stadium sind die Dotterkörner fast völlig verflüssigt. Man findet dann am animalen Pole des Eies eine mehr oder weniger körnige Masse, welche sich mit Safranin noch schwach rot färbt, in deren Innern man keine Spuren weder von Chromosomen noch von einer Attraktionssphäre findet. Van der Stricht hat indessen mehrere Eier dieses Stadiums angetroffen, wo noch ein „Centrosom“ (Markzone der Attraktionssphäre, Van Beneden) kenntlich war; sodass also das Eicentrosom dasjenige Organ zu sein scheint, welches am längsten der Degeneration widersteht.

P. Bouin (13) studierte die regressiven Prozesse, welche im Hoden des Meerschweinchens nach Resektion oder Unterbindung des Vas deferens, nach Injektion von Chlorzinklösung in den Nebenhoden oder im Lauf pathologischer Prozesse (Tuberkulose, Rotz) auftreten. Von den Nekrobiosen, welche dadurch hervorgerufen werden, interessieren uns hier nur diejenigen, welche die sich teilenden Zellen betreffen.

Die mitotische Figur kann, nachdem sie sich zunächst normal entwickelt hat, auf jedem Stadium stehen bleiben und degenerieren. Auf dem Spiremstadium können einzelne Chromosomen auf einer Seite des Kerns mit einander verschmelzen. Die übrig bleibenden oder alle Chromosomen können in das Cytoplasma auswandern; hier können sie sich entweder in Mikrosomen auflösen oder aufschwellen und zu unregelmässigen Chromatinblöcken verschmelzen. — Auf dem Stadium des Muttersterns zerlegen die Chromosomen sich häufig in mehr oder weniger voluminöse Körner, welche den Äquator der Zelle einnehmen; zuweilen verschmelzen sie im Niveau des Äquators zu einer homogenen Platte; oder auch die einen verbacken zu Chromatinblöcken, während die anderen sich in Mikrosomen zerlegen. — Dieselben Phänomene beobachtet man auf dem Stadium der Metakinese und dem Dyasterstadium. Der Modus der Nekrobiose kann

bei beiden Tochterfiguren verschieden sein; die Chromosomen des eines Pols können ihre Entwickelung fortsetzen und einen Tochterkern geben, während die des anderen degenerieren.

Sehr häufig findet man asymmetrische Mitosen (mit ungleicher Verteilung der Chromosomen auf die beiden Tochterkerne), welche zur Entstehung hyperchromatischer und hypochromatischer Zellen führen.

Auch hyperchromatische und hypochromatische Mitosen kommen vor. Die Mutterzellen, aus denen sie hervorgehen, stammen in der Hauptsache von asymmetrischen Mitosen ab; jedoch kommt auch der Einfluss abnormer Ernährung in Betracht. Die hyperchromatischen Zellen sind zugleich hypercytoplasmatisch.

Ausserdem beobachtet man in Unordnung geratene Mitosen (mitoses désordonnées), bei denen entweder einige oder alle Chromosomen im Cytoplasma verstreut sind; ferner Mitosen mit abgekürzter Entwickelung, welche zum Abschluss gelangen, ohne dass sie alle Stadien einer regelmässigen Mitose durchlaufen haben.

Schliesslich finden sich noch rudimentäre Mitosen. Die Chromosomen zerlegen sich auf dem Spiremstadium in mehrere Gruppen, von denen die einen degenerieren, während die anderen um sich die Erscheinung achromatischer Fäden hervorrufen. Diese Figuren kommen nicht zur Entwickelung.

Mit Bezug auf Amitosen, welche bei den regressiven Prozessen im Meerschweinchenhoden auftreten, vergl. das folgende Kapitel.

IX. Amitose.

1. Amitose bei Wirbellosen.

Plate (114) berichtet über Amitosen, welche in den Atemröhren von Janellen (neuseeländischen Nacktschnecken) zur Beobachtung kommen. Die Atemröhren sind blind endigende, baumförmig verästelte, dünnwandige Röhren, welche Ausstülpungen der Mantelhöhle darstellen. Die Kerne der Atemröhren sind bei Janella schauinslandi unregelmässig gelappt und vielfach durchbrochen. Amitotische Teilungen derselben mit gleichzeitiger oder darauffolgender Zellteilung werden an der Wurzel der Röhren häufig beobachtet. Durch diese Teilungen wird für die vielen Zellen, die namentlich am blinden Ende der Röhren zu Grunde gehen, Ersatz geschaffen. Die Amitose hat hier also, wie Plate betont, sicher einen regenerativen Charakter.

Solger (136) fand in der obersten Lage des Körperepithels von Cymbulia Peronii, einem Pteropoden, Kerne mit Dellen und durchlochte

Kerne und alle Übergangsformen zwischen beiden. In der Kerndelle bez. dem Kernloch liegen Teile der Sphäre von verschiedenem Aussehen. Vielfach ist die Sphäre in Körner zerlegt; diese Körner stehen dann offenbar in Beziehung zu dem Auftreten von Spalten, welche die Substanz des Kernes durchklüften. — Nach Solger handelt es sich bei den beschriebenen Bildern um Amitosen und zwar müssen wir von der allmählich sich vertiefenden Kerndelle als dem primären Zustand ausgehen.

Conklin (29) beobachtete amitotische Kernteilung im Darm von Isopoden (Porcellio, Oniscus, Armadillidium). Bei der Präparation des Darmes ist grosse Vorsicht nötig, weil man sonst Artefakte erhält. Solche Artefakte, welche durch mechanische Pressung bei der Präparation entstehen, sind von Ryder und Pennington irrtümlich (vergl. auch Schimkewitsch) als Bilder von „Kernkonjugation" beschrieben worden.

De Bruyne (18) stellte eine ausführliche Untersuchung über die Amitose an den Eiröhren von Insekten (besonders Nepa cinerea) an. Bei der Schilderung seiner Befunde ist er genötigt, sich vielfach mit Preusse (Über die amitotische Kernteilung in den Ovarien der Hemipteren, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 59, 1895) auseinanderzusetzen.

Die sog. Endkammer des Ovariums von Nepa cinerea zerfällt in einen oberen, einen mittleren und einen unteren Bezirk. Der obere Bezirk besteht aus kleinen Zellen, die nach De Bruyne stets deutlich voneinander abgegrenzt sind. Preusse hat beschrieben, dass in dem oberen Bezirk Mitosen und Amitosen etwa in gleicher Zahl nebeneinander vorkommen. Nach De Bruyne muss man eine oberflächliche und eine tiefere Lage kleiner Zellen unterscheiden. Diejenigen der tieferen Lage haben sich bereits in Nährzellen umgewandelt. Dabei ist im Centrum des Kernes ein Nucleolus aufgetreten; das Chromatin ist körnig geworden und hat sich an der Peripherie des Kernes angeordnet. — Die Kerne der oberflächlichen Zelllage teilen sich nun nach De Bruyne ausschliesslich mitotisch, die der tieferen dagegen amitotisch. Bei der Amitose bleibt das Cytoplasma stets (gegen Preusse) ungeteilt, sodass zweikernige und, wenn der Kern sich wiederholt teilt, vier- und mehrkernige Zellen entstehen.

Die Zellen der unteren Lage werden dadurch, dass sie ihr Volumen und dasjenige ihres Kernes beträchtlich vermehren, zu den grossen Nährzellen des mittleren Bezirkes. Von diesen hat Korschelt bereits beschrieben, dass ihre Kerne sich auflösen und ihre Zellleiber miteinander zu einer grossen Plasmamasse verschmelzen, welche den jungen Eiern als Nährmaterial dient. Die Kerne machen kurz vor ihrem Untergang noch eine amitotische Vermehrung durch. Nach Preusse soll, wenigstens zuweilen, auch das Cytoplasma sich teilen. De Bruyne dagegen hat,

trotzdem er sehr danach gesucht hat, niemals ein einziges Beispiel von Cytoplasmateilung nach amitotischer Teilung des Kernes der Nährzellen gesehen.

Von den Zellen des unteren Bezirkes oder des Keimlagers hat Preusse beschrieben, dass sie sich im wesentlichen amitotisch teilen. De Bruyne hat aber niemals Amitosen beobachtet; nach ihm geht die Zellvermehrung ausschliesslich auf mitotischem Wege vor sich.

Auch im Epithel junger Follikel, wo nach Preusse neben Mitosen sehr zahlreiche Amitosen aufgefunden werden, konnte De Bruyne keine einzige Amitose entdecken. Mitosen sind dagegen besonders in den jüngsten Follikeln sehr zahlreich. Sie nehmen in demselben Mass an Häufigkeit ab, wie das Ei sich von der Endkammer entfernt. In einer gewissen Entfernung davon, nachdem das Epithel eine bestimmte Zahl von Zellen erworben hat, hören die Mitosen ganz auf. Die Kerne nehmen den Charakter von Nährzellkernen an und teilen sich von jetzt an nur noch amitotisch. Die Amitose führt aber niemals, wie De Bruyne gegenüber Preusse betont, zu einer Teilung des Cytoplasmaleibes.

Was die physiologische Bedeutung der Amitose anlangt, so findet De Bruyne seine Beobachtungen mit den von vom Rath (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 60, 1895) formulierten Sätzen in Übereinstimmung; er resumiert demgemäss dahin, dass die Amitose in den von ihm untersuchten Fällen einen degenerativen Charakter hat und nicht zur Neubildung von Zellen führt; während Preusse durch seine Befunde dahin geführt worden war, anzunehmen, dass „die amitotische Teilung bis zu einem gewissen Grade einen funktionellen Charakter trage, oder besser gesagt, zur fortgesetzten Teilung von Zellen Anlass geben kann".

Nach Chatin (27) wird im Bindegewebe von Paludina durch das Eindringen verschiedener Parasiten (speziell von Cercarien) eine Zell proliferation erzeugt, wobei sowohl Mitosen wie Amitosen auftreten. Bei der Amitose kommt es vor, dass die Substanz des Kernes sich nicht, wie gewöhnlich in einem, sondern in zwei Fäden oder einem Bündel von solchen zwischen den beiden Tochterkernen auszieht. Chatin hat auch Ringkerne beobachtet, konstatiert aber, dass sie im Gefolge einer Mitose, nicht einer Amitose, auftreten. — Nach seinen Beobachtungen ist es nicht gerechtfertigt, der Amitose jede Bedeutung für die Regeneration abzusprechen.

2. Amitose bei Wirbeltieren.

Von den Leberzellen des Menschen ist bekannt, dass die Mehrzahl derselben zwei Kerne besitzt und dass sehr viele Zellen einen besonders grossen Kern haben. Reinke (128) kann nun nach zahlreichen Präpa-

raten von den frisch eingelegten Lebern von Hingerichteten diese Thatsache dahin ergänzen, dass jene Doppelkerne durch direkte amitotische Teilung der grossen Leberzellenkerne entstehen und zwar ganz nach dem Remakschen Schema: erst teilt sich der grosse Nucleolus, dann streckt sich der Kern, nimmt Biskuit- und Hantelform an und teilt sich in zwei gleich grosse kugelige Hälften, die zunächst noch nahe aneinander liegen, später aber mehr von einander abrücken. Niemals ist ein Centralkörperchen oder eine Strahlung zu sehen. Häufig geht einer der beiden Kerne unter Schwund seines Chromatins zu Grunde, sodass schliesslich nur noch ein Kern übrig bleibt. Zuweilen kommt es aber auch zur Bildung vielkerniger Riesenleberzellen. Reinke beobachtete bis zu sieben Kerne in einer Zelle. Niemals schliesst sich an die amitotische Kernteilung eine Teilung des Zellleibes an; vielleicht mag die Membran der Leberzellen in dieser Beziehung erschwerend wirken.

Nauwerck (105) bemerkt, dass er bereits 1892 in einem Vortrag, der in der deutschen medizinischen Wochenschrift (1893, Nr. 35) veröffentlicht ist, darauf hingewiesen habe, dass die Vermehrung der Kerne, welche bei Degenerationsprozessen in der Leber beobachtet wird, auf einer amitotischen Teilung beruht; eine sich anschliessende Zellteilung konnte er nicht beobachten.

Weiter macht er auf eine Königsberger Dissertation von Frohmann[1]) aufmerksam, welcher in einem Fall von Leberadenom Befunde erhoben hat, die „kaum anders als durch die Annahme einer direkten Kern- und Zellteilung zu deuten sind“.

Stoeckel (138) beobachtete im Ovarium eines 29jährigen Weibes (Nullipara), welche zwei Tage nach abgelaufener Menstruation an Pneumonie gestorben war, Primordialeier mit doppeltem Kern und weiter (sehr viel zahlreicher) Primordialfollikel, die je zwei Eier enthielten. Ferner fanden sich Eier mit besonders grossem Keimbläschen und solche, bei denen es länglich oval geworden war. Stoeckel beschreibt, dass die Membran des Keimbläschens in diesen Fällen meistens noch „scharf und deutlich ausgeprägt“ ist; „oft aber geht diese scharfe Abgrenzung auch verloren. Die Konturen werden unregelmässig, zackig, verschwommen, das Aussehen kann eckig, hantel-, bohnen-, herzförmig werden. Es macht den Eindruck, als ob eine stellenweise Verbreiterung und zugleich Einkerbung und Einschnürung erfolgt.“ Diese Gestaltsveränderungen scheinen nach Stoeckel eine auf direktem Wege sich vollziehende Teilung anzudeuten, aus welcher die doppelkernigen Eier hervorgehen.

---

[1]) Frohmann, Über das Leberadenom, mit Bemerkungen über Teilungsvorgänge an den Leberzellen. Inaug.-Diss. Königsberg 1894.

Zum Vergleich mit diesem „durchaus ungewöhnlichen“ Befund untersuchte Stoeckel Schnitte durch das Ovarium eines Neugeborenen, die ihm von Marchand zur Verfügung gestellt wurden; er konnte sämtliche Veränderungen, soweit sie sich auf Verdoppelung des Keimfleckes, Keimbläschens, Eies und Follikels beziehen, und zwar recht zahlreich, auch hier konstatieren.

Stoeckel wird dadurch zu der Annahme geführt, dass eine direkte Ei- und Follikelteilung, wo sie in geschlechtsreifen Ovarien angetroffen wird, als ein Analogon der embryonalen Teilungsprozesse, mithin als physiologisch anzusehen ist, wenn sie auch in so grosser Ausdehnung wahrscheinlich nur zu gewissen Zeiten, vielleicht in oder nach der Menstruation vorkommen dürfte.

An der Richtigkeit der Deutung, welche Stoeckel seinen Befunden giebt, erscheint ein Zweifel (wie er auch schon von O. Schultze (130) geäussert wurde) umsomehr berechtigt, als sich eine amitotische Teilung des Kernes, wie Stoeckel sie annimmt, aus den beigebenen Figuren nicht erkennen lässt. Meines Erachtens muss die Möglichkeit ins Auge gefasst werden, dass die beiden Kerne einer Eizelle auf einem vielleicht ziemlich weit zurückliegenden Stadium durch eine Mitose entstanden sind, im Anschluss an welche die Teilung des Cytoplasmaleibes ausgeblieben ist. Mir scheint, dass man aus allgemeinen Gründen bezweifeln darf, ob auf den von Stoeckel abgebildeten Eistadien (soweit sich ihr Alter nach den Figuren beurteilen lässt) überhaupt noch Teilungen des Keimbläschens stattfinden können. Ich möchte vielmehr glauben, dass solche Eier, wie die abgebildeten, die Vermehrungsperiode wahrscheinlich bereits überstanden haben und in die sog. Wachstumsperiode eingetreten sind.

Eismond (39) giebt eine Auseinandersetzung über mehrkernige Zellen im allgemeinen und mehrkernige Ovocyten im besonderen und über die Konsequenzen, welche sich aus dem Vorkommen der letzteren ergeben. Im Anschluss hieran schildert er Beobachtungen, welche er an der anormalen Genitaldrüse eines erwachsenen Frosches (Rana esculenta) gemacht hat, welcher alle äusseren Kennzeichen eines Männchens darbot. Die Drüse war bohnenförmig und von hellgelber Farbe; sie hatte die Dimensionen eines kleinen Hodens, wofür Eismond sie anfangs auch hielt, Durch die Untersuchung von Schnitten kam er jedoch zu dem Resultat. dass es sich um ein monstruös entwickeltes Ovarium handele; dasselbe enthielt nach ihm neben einigen grossen Eiern eine Menge Ovocyten in verschiedenen Stadien der Grössenzunahme und ausserdem Ovogonien und Nester von solchen, die sich durch Teilung gebildet hatten. Die Kerne

der Ovocyten waren häufig zweilappig, in anderen Fällen maulbeerförmig; viele Ovocyten besassen ausserdem zwei, drei, vier und mehr Kerne.

Nach Eismond kann man vermuten, dass es sich bei diesen Bildern entweder um Amitose, oder aber, wenn man sie in umgekehrter Folge aneinanderreiht, um eine Verschmelzung vorher getrennter Kerne handelt. Es giebt nach Eismond viele Thatsachen, welche zu Gunsten dieser letzteren Vermutung sprechen. Die zwei- und mehrkernigen Zellen sollen „syncytoide Nester" von Ovogonien darstellen; indem später auch die Kerne verschmelzen, soll eine einkernige Ovocyte entstehen.

Ich für meine Person möchte das Organ, welches Eismond vorgelegen hat, überhaupt nicht für ein Ovarium, sondern für einen Hoden halten, in welchem sich, wie es bei Amphibien häufig vorkommt, einige Geschlechtszellen zu Eiern entwickelt haben. Die von Eismond als Ovocyten bezeichneten Zellen sind (nach den Abbildungen und der Beschreibung zu urteilen) meines Erachtens in der Mehrzahl grosse Spermatogonien, seine Ovogonien aber kleine Spermatogonien oder Spermatocyten. Dass aber bei den Spermatogonien der Amphibien häufig lappige und Morulaformen und ferner zwei- und mehrkernige Zellen vorkommen, ist bekannt. Ich darf hierfür und für die Deutung dieser Verhältnisse auf eigene frühere Arbeiten verweisen.

P. Bouin (13) beschreibt, dass die Kerne der Sertolischen Zellen in Meerschweinchenhoden, welche infolge Unterbindung oder Resektion des Vas deferens oder Injektion von Chlorzinklösung atrophisch geworden waren, sich auf amitotischem Wege teilen. Die Amitose scheint unter dem Bilde einer linearen Einsenkung der Kernmembran zu verlaufen; vielleicht handelt es sich aber auch um Bildung einer „Kernplatte", welche sich zuerst an der Peripherie des Kernes anlegt.

Nach Regaud (118) teilen sich die Kerne der Sertolischen Zellen auch unter normalen Verhältnissen amitotisch. Die Teilung geht nach ihm in der Weise vor sich, dass die Kernmembran sich in Form einer Scheidewand einsenkt. Die Einsenkung erscheint von der Fläche gesehen als eine Linie oder als zwei einander sehr nahe verlaufende Parallellinien. Häufig hat ein Kern mehrere entweder nebeneinander herziehende oder sich kreuzende Scheidewände; was nach Regaud vielleicht eine Teilung in mehrere Stücke zur Folge hat.

Man findet nach Regaud leicht alle Zwischenstufen zwischen dem ersten Auftreten einer Scheidewand und der vollständigen Teilung des Kernes in zwei Hälften. — Von den beiden Tochterkernen, welche aus der Amitose hervorgehen, soll sich der eine zum Kern einer Spermatogonie

entwickeln, während der andere als Kern einer Sertolischen Zelle zurückbleibt.

Zu den eben referierten Darstellungen von P. Bouin und Regaud erlaube ich mir zu bemerken, dass auch mir spaltförmige Einfaltungen der Oberfläche an den Kernen der Sertolischen Zellen seit langem bekannt sind, dass ich es aber nicht für gerechtfertigt halte, solche zerklüfteten Kerne als Amitosen aufzufassen, als welche sie allerdings auch schon von Sanfelice, Tellyesniczky und v. Bardeleben beschrieben worden sind.

P. Bouin (13) giebt weiter an, in atrophischen Hoden (siehe oben) amitotische Teilungen von Spermatiden beobachtet zu haben, welche sich bereits in den ersten Phasen der Umwandlung in Samenfäden befanden. Die Teilung vollzieht sich nach ihm meistens durch eine vollständig geradlinige Spaltung, zuweilen aber auch durch ringförmige Einschnürung. Das „Archoplasma" findet sich der auftretenden Spalte gegenüber, bez. in die Schnürfurche eingesenkt; nach beendigter Teilung liegt es zwischen den beiden Tochterkernen.

Bilder ähnlich denen, welche P. Bouin beschreibt, kommen nun aber, wie ich bemerken möchte, auch in normalen Hoden zur Beobachtung. Hierbei handelt es sich aber um zweikernige Spermatiden, bei welchen die Teilung des Zellleibes im Anschluss an die zweite Spermatocytenteilung ausgeblieben ist; die beiden Tochterkerne sind, während ihr Chromatin zur Ruhe zurückkehrte, in sehr nahe Aneinanderlagerung gelangt und können dadurch Amitosen vortäuschen. Dass Spermatiden, welche bereits ihre Metamorphose in Samenfäden begonnen haben, sich (selbst unter abnormen Verhältnissen) noch sollten teilen können, erscheint mir sehr wenig wahrscheinlich.

Maximow (94) teilt mit, dass die „vielkernigen Glykogenzellen" der Kaninchenplacenta sich auf dem Wege der Amitose bilden. In vielen Fällen geht die Einschnürung des Kernes nicht bis zur völligen Teilung desselben; wodurch grosse schlauchförmige Kerne entstehen, welche sehr oft mehrfach geknickt oder ringförmig zusammengebogen und verschieden tief eingeschnürt sind.

Von demselben Autor werden Amitosen in der Obplacenta des Kaninchens an den Kernen der Riesenzellen beschrieben. Hier kann der Teilung des Kernes diejenige des Zellleibes folgen. Jedoch trägt der Vorgang viele Zeichen eines degenerativen Charakters und rechtfertigt vollkommen die Ansicht von Flemming, dass die Amitose ihre generative Wirksamkeit bei den Wirbeltieren eingebüsst hat.

Als Ausdruck degenerativer Veränderungen betrachtet Maximow auch einen an vielen Riesenzellen zu beobachtenden Prozess von Kern-

knospung, welcher nicht zur Entstehung neuer Zellen führt. An der Kernoberfläche treten ein oder auch mehrere kleine bläschenförmige Auswüchse hervor; dieselben können sich vollständig von der Hauptmasse des Kernes abschnüren und liegen dann frei im Cytoplasma. Das Chromatin des Hauptkernes und der kleineren Kerne verliert sehr bald die Fähigkeit sich zu färben.

Henry (64) beobachtete in den Zellen eines Osteosarkoms einen Vorgang, welchen er als „degenerative Kernknospung" bezeichnet. Zunächst nimmt der Kern eine lappige Form an. Dann entstehen an einem oder mehreren dieser Lappen stark chromatische, meistens kugelige Knospen, welche sich weiter isolieren und sich vom Hauptkern entfernen, um schliesslich im Cytoplasma unterzugehen.

E. Anschauungen über die Mechanik der Mitose.

In meinem vorigen Bericht habe ich Centralkörpertheorien und Fadentheorien der Mitose unterschieden. Für Centralkörpertheorien schlage ich jetzt vor kürzer Centrentheorien zu sagen. Unter Centrentheorien verstehe ich solche, welche die bei der Mitose wirksamen Kräfte in die an den Spindelpolen befindlichen Gebilde verlegen und die Strahlungen als die erscheinende Wirkung dieser Kräfte ansehen; Fadentheorien sind solche, nach welchen die wirkenden Kräfte ausschliesslich in den Fäden ihren Sitz haben und nach welchen die im Centrum der Strahlungen gelegenen Gebilde in erster Linie die Rolle von Insertionsmittelpunkten besitzen. Hierzu kommt nunmehr eine dritte Gruppe von Anschauungen, welche weder Centren noch Fäden als aktiv ansehen, welche die Bewegungen der Chromosomen bezw. Spindelpole vielmehr auf Vorgänge zurückzuführen suchen, die ausserhalb der Centren und Fäden liegen.

I. Centrentheorien der Mitose.

Zu den Autoren, welche sich schon früher im Sinne der Centrentheorien ausgesprochen haben (vergl. den vorigen Bericht pag. 366), gehört auch v. Erlanger. Dieser fand neuerdings seine Auffassung, dass die Spindelfigur infolge einer von den Centralkörpern ausgeübten Einwirkung entsteht, durch das Studium der Mitose in den Zellen der Cephalopodenkeimscheibe bestätigt.

In diesen Zellen umgiebt sich nach v. Erlanger (41) zunächst jeder Centralkörper mit einer Polstrahlung dadurch, dass er physikalisch oder chemisch eine Anziehung auf das umliegende Cytoplasma ausübt; darauf

bildet sich um ihn eine Ansammlung von „besonders feinwabigem“ Protoplasma (eine Attraktionssphäre), welche Flüssigkeit besonders aus dem Kern anzieht und dadurch die gesamte achromatische Gerüstsubstanz des Kernes, welche nicht zum Aufbau der Chromosomen verwendet wird, in „sogenannte“ (v. Erlanger) Spindelfasern umwandelt. Während der spätern Phasen der Mitose dagegen beziehen umgekehrt die wachsenden Tochterkerne Flüssigkeit aus den Attraktionssphären. Auf diese Weise erklärt es sich, dass die Grössen des Kerns bezw. der Tochterkerne einerseits und der Attraktionssphären andererseits umgekehrt proportional sind und dass während der absoluten Kernruhe überhaupt keine Attraktionssphäre zu sehen ist.

In einer zweiten Darstellung der Mechanik der Mitose, die v. Erlanger etwa ein Vierteljahr später auf Grund von Beobachtungen am sich teilenden Seeigelei (42) gegeben hat, lässt er den Kern auch schon während der Prophasen Flüssigkeit aus dem umgebenden Cytoplasma anziehen. Dies hat ein Anwachsen desselben zur Folge, welches aber bald seinen Höhepunkt erreicht; worauf die Kernmembran schwindet und das achromatische Gerüstwerk des Kerns sich unter der Einwirkung der Attraktionssphären zur Spindel umformt. Weiter schildert v. Erlanger, dass die Attraktionssphären sich zunächst durch Aufnahme von Kernflüssigkeit vergrössern, um dieselbe später wieder an die Tochterkerne abzugeben.

v. Erlanger kommt daher zu dem Resultat, dass die Kern- und Zellteilung die Folge eines Flüssigkeitsaustausches zwischen dem Kern einerseits und den Centralkörpern und Attraktionssphären andererseits, mithin auf Spannungsdifferenzen zurückführbar, sein dürfte.

Gegen die Centrentheorien habe ich schon in meinem Bericht von 1897 Einwände erhoben, auf welche ich mir erlaube, noch einmal zurückzukommen, da ich der Meinung bin, dass sie zur Klärung unserer Anschauungen beizutragen imstande sind.

Die Anhänger der Centrentheorien wollen die Teilungspole mit Kraftcentren und die von den Teilungspolen ausgehenden Strahlen mit Kraftlinien vergleichen; und zwar ziehen sie meistens Centren mit entgegengesetzten Vorzeichen zum Vergleich heran.

Damit der Leser sich ein Urteil bilden kann, ob diese Parallelstellung gerechtfertigt ist, habe ich in Figur 1 (auf folgender Seite) den Verlauf der Kraftlinien wiedergegeben, wie sie von zwei Kraftcentren mit entgegengesetzten Vorzeichen ausgehen. Diese Figur sieht einer achromatischen Figur der Mitose auf den ersten Blick allerdings recht ähnlich. Bei genauerem Zusehen unterscheiden sich aber beide sehr wesentlich in folgendem

Punkte. Bei der Zellteilung kommt es häufig vor, dass die sog. Polstrahlen sich zu den Seiten der Spindelfigur in ausgedehnter Weise durchkreuzen. In der Kraftlinienfigur dagegen würden die Strahlen zu den Seiten der Spindel, wenn sie weiter ausgebildet wären, in einander übergehen; unter keinen Umständen aber könnten sie sich kreuzen. Dadurch ist es ausgeschlossen, dass die Strahlen, welche bei der Zellteilung von den Polen ausgehen, Kraftlinien darstellen, bez. durch eine Kraft (Centralkraft) erzeugt sind, welche in den Centralkörpern ihren Sitz hat.

Nimmt man aber an, wie es andere Autoren thun, dass von den Teilungspolen gleiche Wirkungen auf das Cytoplasma ausgeübt werden,

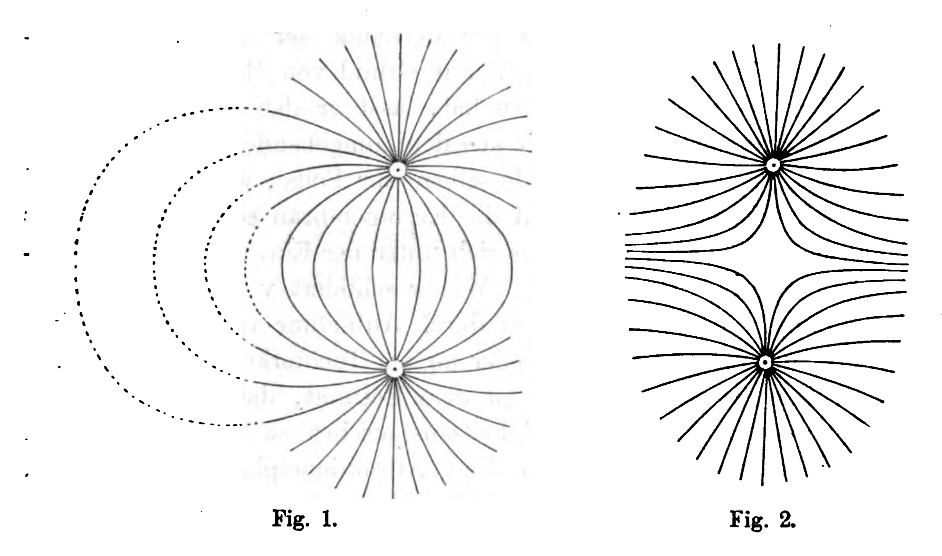


Fig. 1. Fig. 2.

dass sie also Kraftcentren mit gleichen Vorzeichen darstellen, so kann niemals eine spindelartige Figur zwischen den Centren entstehen. Die Anordnung der Strahlen, welche dann hervortritt, kann nur eine solche sein. wie sie in Figur 2 dargestellt ist. Auch in diesem Falle kann es niemals zu einer Durchkreuzung der Strahlen kommen, wie wir sie bei so vielen Objekten während der Mitose beobachten.

An diesen Verhältnissen wird prinzipiell auch dann nichts geändert, wenn sich der Kern, wie nach der Auffassung von Bütschli, Rhumbler, v. Erlanger, als besonderes drittes Kraftcentrum zwischen die beiden von den Spindelpolen gebildeten einschiebt.

Es ergiebt sich demnach, dass die Strahlungen nicht als die sichtbar werdende Wirkung einer in den Centren lokalisierten Kraft anzusehen sind; womit aber nicht ausgeschlossen ist, dass die Centren bez. Centralkörper

überhaupt Einflüsse irgend welcher Art auf das umgebende Cytoplasma ausüben[1]).

Die eben erwähnte Thatsache, welche gegen den Vergleich der Teilungspole mit zwei Kraftcentren von gleichen Vorzeichen spricht, dass es nämlich unter dieser Voraussetzung nicht zur Spindelbildung und Durchkreuzung der Strahlen kommen kann, habe ich schon in meinem vorigen Bericht gegen die Centrentheorien von Bütschli, Rhumbler, v. Erlanger geltend gemacht. Die Theorien dieser Autoren kann ich übrigens schon deswegen nicht als richtig anerkennen, weil sie in den Spindelfasern nur Wabenreihen sehen wollen. Rhumbler glaubt nun aber, in einer Erwiderung (123), dass bei der Annahme einer wabigen Beschaffenheit der Zellsubstanz die Spindelbildung sich folgendermassen erklären liesse. Die Alveolen hängen durch Kohäsion zusammen; dadurch wird verhindert, dass sie sich mit ihren Wänden genau in die Kraftlinien einreihen. „Es kommt ein Kompromiss zustande, bei welchem die Kraftlinien nur die eine Partei darstellen, bei welchem aber auch die andere Partei sich Geltung zu verschaffen weiss."

Zum Beweis, dass unter derartigen Verhältnissen thatsächlich Spindelfiguren zwischen den Centren entstehen können, hat Rhumbler folgendes Modell konstruiert. Er knüpfte Gummiringe mit Bindfaden so zu einem Netze zusammen, dass sie zu sechseckigen, ohne Zwischenraum aneinandergelagerten Maschen wurden. Dieses Netz spannte er mit dem Rande auf einen kreisförmigen Reifen und legte es dann auf einen Pappdeckel auf, welcher an zwei von einander entfernten Stellen durchlöchert war. Wenn Rhumbler dann von der Hinterseite des Pappdeckels her das Gumminetz durch die Löcher hindurch erfasste und mehr oder weniger weit hindurchzog, so entstanden zwei Strahlungen, zwischen denen sich das Netzwerk zu einer deutlichen Spindel umlagerte. Dieser Versuch bewiese, meint Rhumbler, dass es auch in einer wabigen Zelle unter den von ihm angenommenen Verhältnissen zur Spindelbildung kommen könnte.

Dies würde aber offenbar doch nur dann möglich sein, wenn die Alveolen der Zellsubstanz sich ebensowenig wie die mit Faden aneinander gebundenen Gummiringe verschieben könnten. Nun stellt Rhumbler aber selbst bei seinem Versuch[2]), die Kern- und Zellteilung mechanisch zu erklären, eine starke Verschiebbarkeit der Alveolen in Rechnung. Die

---

[1]) Ich selbst stelle mir vor, dass die Centralkörper ausser als Angriffspunkte für Fäden als Wachstums- oder Assimilationscentren fungieren.

[2]) Rhumbler, L., Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. Teil I: Die Cytokinese. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. 3. 1896.

Bewegung der Sphären könnte bei seinem Versuch, wie er loc. cit. pag. 533 selbst erklärt, gar nicht vor sich gehen, wenn die von den Sphärenbahnen durchschnittenen Zellterritorien nicht auszuweichen vermöchten; ein solches Ausweichen sei „nur bei Verschiebbarkeit der einzelnen Teilchen, bei einem flüssigen Aggregatzustand des Zellinhaltes denkbar".

Das Experiment mit den aneinander gebundenen Gummiringen, mit welchem Rhumbler sich gegen meinen ersten Einwand zu verteidigen sucht, entspricht demnach nicht den Annahmen, welche er selbst als Grundlage für seine Teilungstheorie hingestellt hat. Andererseits ergiebt eine einfache Überlegung, dass das Entstehen der Spindelfigur bei dem Versuch Rhumblers seinen alleinigen Grund in der Unverschiebbarkeit der Maschen gegen einander hat. Wenn die Alveolen der Zellsubstanz sich aber gegen einander verschieben können, dann müssen sie unter den weiteren Voraussetzungen, welche Bütschli, Rhumbler, v. Erlanger ihren Teilungstheorien zu Grunde legen, auch die von mir (hier in Figur 2) gezeichnete Anordnung annehmen.

Zu meinem zweiten Einwand, dass die häufig zu beobachtende Strahlenkreuzung mit der Auffassung der Teilungspole als Kraftcentren nicht im Einklang stände, bemerkt Rhumbler folgendes: Eine Durchkreuzung der Strahlen wäre allerdings eine Unmöglichkeit, wenn die beiden Centren von Anfang an einen durchaus gleichen Zug auf ein durchaus gleichartiges Wabenwerk ausübten. Sind jedoch Einlagerungen irgend welcher Art, z. B. Dotterkörperchen, in der Zelle vorhanden, so können diese eine Kreuzung veranlassen, sofern nur die von den beiderseitigen Centren aus gebildeten Wabenradien nicht genau in derselben Ebene liegen. Wenn nämlich das eine Centrum an dem peripheren Ende eines Wabenradius zieht, bis zu welchem die Zugkraft des anderen wegen irgend einer Störung noch nicht vorgedrungen ist, so verlängert es dieses Ende in den Zugbereich des anderen Centrums hinein, gerade so, als ob dieses andere Centrum gar nicht da wäre. Auf diese Weise wird es bald dem einen, bald dem anderen Centrum ermöglicht, einen Strahl über die ihm eigentlich zukommende Region hinaus zu verlängern; diese unter einseitigem Zug ausgezogenen Radien müssen sich kreuzen.

Hierauf entgegne ich, dass es sich bei der Strahlenkreuzung in vielen Zellarten um eine durchaus regelmässige, in einem bestimmten Stadium der Mitose stets auftretende Erscheinung handelt. Eine solche kann nicht durch zufällige Einlagerungen bedingt sein. Ausserdem findet sie sich auch in Zellen, wo Einlagerungen überhaupt nicht nachweisbar sind.

Auch Haecker (60) hält den von mir vorgebrachten Einwand, dass Kraftlinien sich nicht kreuzen können, aus folgenden Gründen nicht für geeignet, den Centrentheorien den Boden zu entziehen.

Zunächst behauptet er, Rhumbler habe vom Standpunkt der Wabentheorie aus gegenüber diesem Einwand hervorgehoben, „dass es sich ja nicht um freibewegliche Massenpunkte handle, sondern um ein mechanisches System von Alveolen, welche durch Kohäsion zusammenhängen. Die Orts- und Gestaltsveränderung der Alveolen hänge aber nicht nur von dem Zug in der Richtung der Kraftlinie, sondern auch von dem Zusammenhang mit den übrigen Alveolen ab und es komme daher ein Kompromiss zustande".

Haecker irrt sich hier; denn die inhaltlich von ihm citierten Sätze Rhumblers sollen vielmehr dem Nachweis dienen, dass es zwischen zwei Kraftcentren mit gleichen Vorzeichen zur Spindelbildung kommen kann.

Haecker fährt dann fort: „In der That zeigen auch die von Ziegler gegebenen photographischen Darstellungen der magnetischen Figuren, bei denen es sich doch auch um Überwindung von Widerständen und zwar von Reibungswiderständen, handelt, deutliche Überkreuzungen der Kraftlinien (vergl. Zieglers Figur 13)."

Wo Haecker in den Zieglerschen Figuren, speziell auch in Fig. 13, Überkreuzungen von Strahlen wahrnimmt, ist mir einfach unerfindlich. Bedenkt man die Entstehungsweise solcher magnetischer Figuren, so ergiebt sich, dass Strahlenkreuzungen eine absolute Unmöglichkeit sind. Die auf einem Kartonbogen liegenden Eisenteilchen werden, wenn man einen Magneten darunter bringt, selbst magnetisch und stellen sich, wenn man die Reibung am Karton durch leises Klopfen vermindert, in der Richtung der Kraftlinien ein; da, wo sie nicht oder noch nicht in Kraftlinien eingereiht sind, liegen sie überhaupt ungeordnet.

Ebenso irrtümlich ist es, wenn Haecker meint, dass Kreuzungen „durch nachträgliche Superposition der einen Strahlung durch die andere" zustande kommen könnten.

II. Fadentheorien der Mitose.

Unter den Fadentheorien der Mitose hat man eine „Kontraktionstheorie" und eine sog. „Expansionstheorie" zu unterscheiden. Nach der ersteren sind die Fäden ausschliesslich als kontraktile Gebilde aufzufassen; nach der letzteren wirken sie ausser durch Kontraktion auch durch Wachstum oder Expansion[1]).

---

[1]) Der Name „Expansionstheorie" ist daher, wie ich schon in meinem vorigen Bericht pag. 381 auseinandergesetzt habe, eigentlich unzutreffend; denn dadurch wird nur die



Zu Gunsten der Expansionstheorie hat sich von neuem R. Hertwig (66), dieses Mal auf Grund von Beobachtungen an Actinosphaerium (Heliozoen), ausgesprochen.

Die Spindel besteht bei Actinosphaerium auf dem Stadium der Äquatorialplatte aus einem mittleren Teil, der aus dem Kern hervorgegangen ist und zwei Kegeln cytoplasmatischer Herkunft. Mit der Spaltung der Äquatorialplatte beginnt eine Streckung des Kerns, die sich unter Abnahme seiner Breite vollzieht. Die Streckung ist so bedeutend, dass der Abstand der Pole auf dem Stadium der Tochterkerne mehr als doppelt so gross ist als zur Zeit der Äquatorialplatte. Dagegen behalten die Spitzen der Plasmakegel, sowie sie einmal angelegt sind, während der Teilungsvorgänge unverändert ihren Abstand bei.

Man könnte nun versuchen, die stets vorhandene Kernstreckung durch die Annahme zu erklären, dass die Plasmakegel sich verkürzen und eine Zugwirkung auf die Kernpole ausüben. Dagegen spricht aber das Verhalten der Plasmakegel, welche, besonders bei solchen Teilungen, die innerhalb von Cysten vor sich gehen, sich verbreitern und zu kissenartigen Körpern werden; dabei nehmen ihre Fasern einen gebogenen Verlauf an, welcher mit der Annahme von Kontraktionsvorgängen unvereinbar ist.

Dagegen werden die Gestaltsveränderungen der Plasmakegel sofort verständlich, wenn man annimmt, dass die Kegel eine passive Rolle spielen, dass dagegen alle aktiven Wirkungen von dem Kern ausgehen, der aus eigenen ihm innewohnenden Kräften sich streckt. Diese Streckung des Kerns auf die Anwesenheit kontraktiler Elemente zurückzuführen, ist nicht möglich; denn bei dem sich teilenden Kern von Actinosphaerium kann man nur von einer Längsfaserung reden, die auf verschiedenen Stadien von verschiedener Deutlichkeit ist, zu keiner Zeit aber von einer Querfaserung. Die Längsfaserung ist besonders deutlich in den Endstadien der Richtungskaryokinesen, zur Zeit, wo eine besonders energische Streckung des Kerns eintritt. Die Fasern sind nicht gerade gestreckt, sondern halten einen geschlängelten Verlauf ein. Diese Erscheinungen lassen nur die eine Deutung zu, dass die der Teilung des Kerns zu Grunde liegende Streckung ein Wachstumsvorgang ist. Der sich streckende Kern ruft nicht nur Druckveränderungen an den seinen Enden angefügten Strukturen hervor, sondern erleidet durch den Widerstand seiner Umgebung selbst ein gewisses Mass von Gegendruck. Welche Funktion den Plasmakegeln zukommt, bleibt unklar.

---

eine, allerdings am meisten hervorstechende Seite der Wirkungsart bezeichnet, welche die Strahlen nach dieser Anschauung haben.

Im Anschluss an die Teilungsvorgänge bei Actinosphaerium bespricht R. Hertwig weiter diejenigen bei höheren Tieren und kommt zu dem Resultat, dass Wachstumsvorgänge bei der Teilung der Metazoenkerne ebenfalls eine grosse Rolle spielen, wenn auch vielleicht nicht in gleichem Masse wie bei den Protozoen, dass besonders die Spindelfaserung, das Auseinanderweichen der Pole und wahrscheinlich auch die Verlagerung der Chromosomen, wenn auch vielleicht nicht bei allen, so doch bei vielen Metazoenkernen auf Wachstumsverschiebungen beruhen, ähnlich denen, wie er sie für die Kerne von Paramaecium und Actinosphaerium beschrieben habe.

Das Vorhandensein von Wachstumsvorgängen schliesst aber, wie R. Hertwig auseinandersetzt, Kontraktionen nicht aus. Es giebt keinen Grund, sagt er, der uns zwänge, alle Erscheinungen der Karyokinese als Äusserungen einer und derselben Kraft zu deuten. Die Faserungen, welche bei den Kernteilungen auftreten, lehren uns nur das Eine, dass Kräfte in Thätigkeit sind, deren Wirkungsweise zu einer Region (dem Ausstrahlungscentrum, den Spindelpolen) in bestimmter Weise orientiert ist. Ob dagegen eine centripetale Bewegung (z. B. Zug oder anziehende Wirkung) oder eine centrifugale Bewegung (abstossende Wirkung, Druck) ausgeführt wird, das bleibt eine offene Frage. So ist es denn sehr gut möglich, dass ähnliche Figuren durch ganz verschiedene Ursachen bedingt sind, und nur ein detailliertes Studium aller mit den Figuren verknüpfter Begleiterscheinungen kann feststellen, welche Annahme im einzelnen Falle die grössere Wahrscheinlichkeit für sich hat.

R. Hertwig führt hier einen Gedanken weiter aus, den ich schon in meinem Bericht von 1897 ausgesprochen habe. Ich bin schon damals gegenüber Rhumbler dafür eingetreten, dass wir neben einer Stemmwirkung auch Kontraktionen der Strahlen in Rechnung zu stellen haben. „Das Wachstum", habe ich dort pag. 380 gesagt, „ist eine ebenso allgemeine Eigenschaft der lebendigen Substanz wie die Kontraktilität. Ich vermag daher nicht abzusehen, warum nicht beide Vorgänge neben oder nach einander in der Zelle wirksam sein sollten; mir scheint, dass es an uns ist, herauszubringen, ob eine gegebene Faser zu einer gegebenen Zeit durch Verkürzung oder durch Verlängerung Bewegungen hervorruft."

Es beruht daher auf einem Irrtum, wenn R. Hertwig pag. 65 mir die Meinung zuschreibt, dass man in den Polstrahlen und Spindelfasern ausschliesslich Stemmvorrichtungen zu erblicken habe.

Ebenfalls Calkins (22) und Ishikawa (76) sind durch Beobachtungen an Noctiluca zu dem Ergebnis gelangt, dass die Entfernung der Attraktionssphären bezw. Archoplasmen von einander auf einem aktiven Wachstum

der Centralspindelfasern beruht. Nach Calkins erfahren die Mantelfasern, welche die Chromosomen mit den in den Sphären gelegenen Centralkörpern verknüpfen, keine Verkürzung, behalten vielmehr im Lauf der Mitose dieselbe Länge.

Speziell gegen die Möglichkeit einer Stemmwirkung macht Rhumbler (123) einen schon früher erhobenen Einwand von neuem geltend, dass eine solche sich nur dann begreifen liesse, wenn die Strahlen die Festigkeit von Chitin und Horngebilden besässen. Dass sie diese Festigkeit nicht haben, dafür spricht nach ihm

1. dass sich in einem während der Furchung zerdrückten Froschei nirgends Spuren solcher fester Fäden nachweisen lassen;

2. dass die Strahlen sich ebenso leicht durchschneiden lassen wie das übrige Cytoplasma;

3. dass sie an Schabschnitten nicht ausspringen;

4. dass sie bei viertelstündiger Einwirkung einer 2%igen Kalilauge sich nicht widerstandsfähiger als das übrige Zellplasma erweisen.

Ich habe schon in meinem vorigen Bericht gesagt, dass mir eine Festigkeit wie die von Chitin oder Horn, selbst unter Berücksichtigung der Kleinheit und der dadurch bedingten starken Kohäsion der Plasmamasse, entbehrlich scheint. Ich möchte glauben, dass es genügt, wenn man den bei der Mitose auftretenden Fäden annähernd dieselbe Steifigkeit zuschreiben dürfte, wie sie feine Flimmerhaare notwendigerweise besitzen müssen, um z. B. einen Flüssigkeitsstrom erzeugen oder Fremdkörper fortschieben zu können. Wenn man feine Flimmerhaare aber in der Weise behandeln würde, wie es Rhumbler mit den sich teilenden Zellen gethan hat, so würden sie sich ebenso wenig wie die Pol- oder Spindelfasern als fest erweisen. Es ist bekannt, dass Flimmerhaare schon bei der Behandlung mit vielen unserer gebräuchlichsten Fixierungsmittel zu Grunde gehen.

Sowohl gegen eine stemmende als auch gegen eine kontraktile Wirkung der Fäden werden von v. Erlanger (41, 42) und von His (68) Bedenken erhoben.

v. Erlanger macht gegen die Kontraktionstheorie das häufige Fehlen sogenannter Zugfasern (Cephalopodenkeimscheibe, Seeigelei) geltend. Im Sinne einer Stemmfunktion könnte der wellige Verlauf der Verbindungsfasern und vielleicht der eigentlichen Spindelfasern gedeutet werden; jedoch fällt auch diese Annahme bei den Zellen der Cephalopodenkeimscheibe nach v. Erlanger in sich zusammen, weil „die Spindelachse nach der Anlage der Äquatorialplatte überhaupt keine Verlängerung mehr erfährt".

His (68) erklärt mit Bezug auf die Stemmfasern kategorisch: „Die neuerdings eingeführten Stemmfasern sind ein mit der Beobachtung un-

vereinbarer und bei der halbflüssigen Beschaffenheit jugendlichen Protoplasmas völlig unverständlicher Begriff."

Von den Zugfasern sagt er: „Die Forscher, welche den Begriff der Zugfasern aufstellten, durften dies thun, weil ihre Beobachtungen mit ihrer Vorstellung vereinbar waren und sich ohne weiteres an den völlig geläufigen Begriff der Muskelkontraktion anknüpfen liessen."

Jedoch lässt sich die Vorstellung von Zugfasern „nur in modifizierter Form" mit der Beobachtung vereinbaren. His hat in den Zellen des Forellenkeims „Mantelstrahlen" gefunden, welche über die Chromosomen hinausreichen. Diese Beobachtung, sagt er, „stimmt zwar nicht mit der viel verbreiteten Annahme, dass Zugfasern endständig sich anheften müssen, im übrigen steht sie mit der Möglichkeit von Zugwirkungen nicht in unbedingtem Widerspruch, denn eine kontraktile Faser vermöchte auch bei nicht endständiger Anheftung den ihr verbundenen Teil zu bewegen".

Gegen die einfache Annahme kontraktiler Fibrillen spricht jedoch besonders folgendes: In den Endphasen, nachdem die Chromosomen in ihre Endstellung eingerückt sind, erwartet man die kontraktilen Fäden im Maximum verdickt und zusammengedrängt zu finden. Statt dessen ist zur Zeit der Dispirembildung der Chromosomenkomplex in die Centrosphäre gelangt, in der überhaupt keine Strahlen, sondern ein völlig aufgelockertes Gerüst vorhanden ist; die Strahlen hören bereits mit dem die Centrosphäre umgebenden Verdichtungsring auf. Die enorme Ausweitung der Centrosphären während der Anaphase steht auch ihrerseits im Widerspruch mit dem, was man bei Annahme muskelähnlicher Kontraktion der Strahlen annehmen sollte. Jedenfalls darf man nicht an Gesamtkontraktionen von Fasern denken, sondern eher an hin- und herwogende Kontraktionswellen, die zur Verdickung bald dieses, bald jenes Abschnittes des Gesamtgerüstes führen.

Seine eigene Anschauung über die Mechanik der Mitose formuliert His in Sätzen, die so gehalten sind, dass sie sowohl von einem Anhänger der Centrentheorien als von einem solchen der Fadentheorien unterschrieben werden können. Satz 1 lautet: „Jeder auf Zellen- und Kernteilung bezügliche Vorgang setzt das Vorhandensein bewegender Kräftesysteme voraus, die auf gewisse Mittelpunkte hin centriert sind. Der sichtbare Ausdruck solcher Kräftewirkungen liegt in den centrierten Plasmastrahlungen, die jeden Teilungsvorgang einleiten und regeln." Satz 2: „Die innerhalb einer Astrosphäre wirksamen bewegenden Kräfte können wir als vom Centrum ausgehende Anziehungen und Abstossungen betrachten."

In der Erläuterung zu diesen Sätzen erinnert His daran, dass wir über das eigentliche Wesen der in lebenden Substanzen wirksamen Kräfte

nichts wissen. Uns Anatomen läge es allerdings am nächsten, für jeden beobachteten Bewegungsvorgang ein anatomisches Substrat anzunehmen. Wir thäten indessen gut, bei Aufstellung solch' handgreiflicher Begriffe etwas Vorsicht zu üben und uns gelegentlich wieder unserer Unwissenheit in den Grundfragen bewusst zu werden. „Wir müssen", sagt His, „im Auge behalten, dass die Vorgänge, die die Kernteilung begleiten, sich nicht auf mechanische Umlagerungen beschränken, sondern dass auch tiefgreifende chemische Umlagerungen dabei Platz greifen. Die leider durch den Tod unterbrochenen Arbeiten Mieschers über die Entwickelung des Lachshodens geben die ersten Andeutungen über solche Prozesse, und es ist zu hoffen, dass die Wiederaufnahme dieser oder ähnlicher Arbeiten durch die Chemiker unseren Einblick in das Wesen der stattfindenden Prozesse erheblich vertiefen wird. So lange dies Ziel unerreicht ist, bleiben die so eleganten, mit dem Mikroskop beobachtbaren Umlagerungen der Teile kaum mehr als, wie Miescher sich ausdrückt, ein stummes Pantomimenspiel."

II. Teilungstheorien, welche weder Centren noch Fäden als aktiv ansehen.

Fischer (46) hält die komplizierten Mechanismen, mit welchen die neuere Zellenlehre die Mitose zu erklären sucht, nicht für notwendig. Falls man den Chromosomen nicht ein eigenes Bewegungsvermögen zuschreiben will, kann man ihre Lokomotion von den allverbreiteten Eigenschaften der Bewegung und des Wachstums des Protoplasmas, an dem auch der Kern teilnimmt, ableiten. Dies geht um so eher, wenn man die geringe Schnelligkeit, mit welcher sich die Chromosomen auseinanderbewegen, und ihre Leichtigkeit berücksichtigt.

Die Geschwindigkeit der Chromosomenbewegung berechnet Fischer, indem er als Mass für den Weg, den die Substanz eines Kerns während der Mitose zurücklegt, die Entfernung der Mittelpunkte beider Tochterkerne von einander ansetzt. Aus zahlreichen Abbildungen lässt sich feststellen, dass dieser Abstand 8—43 μ beträgt. Die Teilungsdauer nimmt Fischer auf Grund der vorliegenden Angaben im Mittel zu 100 Minuten an. Die Kernsubstanz, spezieller das Chromatin, würde sich demnach pro Minute nur um 0,08—0,4 μ fortbewegen.

Wenn man ein besonders schnell verlaufendes Stadium heraushebt (Wanderung der zur Äquatorialplatte vereinigten Chromosomen nach den beiden Polen), kommt man zu einer etwas grösseren Geschwindigkeit von 0,4—2 μ pro Minute. „Mehr wird wohl sicher nicht geleistet."

Grösse und Gewicht der zu bewegenden Chromosomen sind ebenfalls nur sehr gering. Nach Strasburgers Abbildung sind die Chromo-

somen der primären Kerne in den Pollenmutterzellen von Lilium candidum (Chromosomen, die zu den grössten im Pflanzenreich gehören) 16—20 μ lang und 2—3 μ breit. Ein grosser Bacillus kann als Ebenbild solcher Chromosomen dienen. Nimmt man das spezifische Gewicht mit 1,1 an, so würde ein grosses 20 μ langes und 3 μ breites Chromosom von Lilium candidum nur $^{1}/_{5000000}$ mg wiegen; was wahrscheinlich noch zu hoch ist.

So leichte Körper können nun aber mit der erforderlichen geringen Geschwindigkeit (0,4—2 μ pro Minute) sowohl durch die Protoplasmabewegung, wie sie in Pflanzenzellen zur Beobachtung kommt, als auch durch das Wachstum transportiert werden.

In den Staubhaaren von Tradescantia strömt das Protoplasma in den sich nicht teilenden, unteren Haarzellen mit einer Geschwindigkeit von 650—830 μ; in den sich teilenden an der Spitze der Haare wird die Strömung so verlangsamt, dass sie nur durch längere Beobachtung einzelner Körnchen zu erkennen ist[1]). Aber auch diese langsame Strömungsgeschwindigkeit würde für die Beförderung der Chromosomen mehr als ausreichend sein. —

Demselben Zweck würde auch schon das allgemeine Wachstum des Protoplasmas genügen. Wenn man die Schnelligkeit der Chromosomenbewegung mit derjenigen vergleicht, mit welcher das Längenwachstum da vor sich geht, wo es (wie in den vordersten 3—4 Millimetern einer Wurzelspitze) mit Zellteilungen verbunden ist, so findet man eine auffallende Übereinstimmung. Dies ist ein weiterer Fingerzeig dafür, dass die komplizierten Mechanismen der neueren Zellenlehre keineswegs zur Erklärung der karyokinetischen Bewegungen und ihrer Geschwindigkeit nötig sind.

Es entsteht nun aber die Frage, in welcher Weise die Spindelfasern und Polstrahlen, welche bei der Mitose auftreten, aufzufassen sind. Bei Beantwortung dieser Frage geht Fischer von Strahlungen aus, die er künstlich auf folgendem Wege erzeugt hat.

Er injizierte Stücke von Hollundermark mit Lösungen von Albumosen und anderen Eiweisskörpern und fertigte dünne Schnitte mit dem Rasiermesser an. Diese Schnitte brachte er auf den Objektträger in einen Tropfen eines der üblichen Fixierungsmittel, bedeckte mit dem Deckglas und stellte unter dem Mikroskop eine intakte Markzelle ein.

Die Zellen des Hollundermarks sind nicht vollständig leer, sondern enthalten einen blassen, schattenhaften Ballen, welcher den Kernrest darstellt. Dieser Kernrest wird zum Ausgangspunkt der Strahlenbildung.

---

[1]) Ich bemerke hierzu, dass Samassa (126 pag. 8) „trotz angestrengtester Aufmerksamkeit“ an in Teilung begriffenen Endzellen von Tradescantia niemals eine Strömung des Protoplasmas gesehen hat.



Wenn man z. B. eine 3%ige schwach saure Lösung von Deutero albumose injiziert hat und als Fixierungsmittel 1%ige Osmiumsäure verwendet, so gewahrt man schon nach 2—3 Minuten, wie die ersten Strahlen als äusserst zarte, homogene oder feingekörnte Fäden anschiessen. Die Strahlen beginnen an der Oberfläche des Kernrestes und wachsen rasch in radialer Richtung sich verlängernd bis zur Zellwand heran. Beinahe in jedem Schnitt durch reifes Mark trifft man eine oder mehrere Zellen an, in denen zwei oder zuweilen sogar drei Kernreste vorkommen. Zwischen diesen Kernresten entstehen unfehlbar karyokinetische Figuren.

Die Bedingungen des Strahlungsphänomens sind teils durch die Beschaffenheit des Marks (mikroskopisch kleine Räumchen mit Kernrest) gegeben, teils müssen sie durch geeignete Auswahl der zu fällenden Eiweisslösung und des Fixierungsmittels geschaffen werden. Das Fixierungsmittel diffundiert in die mit Albumoselösung erfüllten Markräume hinein. Sobald die Fällungskonzentration am Kernrest erreicht ist, wirkt dieser in derselben Weise wie ein Fremdkörper, der eine übersättigte Salzlösung zur Krystallisation treibt. Daher kommt es, dass die Ausfällung am Kernrest beginnt und von dort gegen die Peripherie fortschreitet. — Es ist wichtig zu bemerken, dass eine Übersättigung statt durch stark wirkende Fixierungsmittel auch schon durch sanfte Umschläge in der chemischen Reaktion der Eiweisslösung herbeigeführt werden kann.

Ein anderes „Prinzip der künstlichen Strahlenerzeugung“ als das oben beschriebene ist folgendes. Auf einem Objektträger wird ein Raum durch einen Vaselinwall umgrenzt; in den Wall wird eine kurze Kapillare so eingedrückt, dass die eine Mündung kurz in den Innenraum, die andere nach aussen vorragt. In den Innenraum wird nun Albumoselösung hineingebracht; an die äussere Kapillaröffnung dagegen setzt man einen Tropfen eines Fixierungsmittels. Von der inneren Kapillaröffnung diffundiert nun das Fixierungsmittel kugelschalig in die Albumoselösung und erzeugt hier eine Trübung, die bald strahlig wird. — Dasselbe Bild erhält man, wenn man in den vaselinumgrenzten Raum mit der Albumoselösung ein sehr kleines Kryställchen von Sublimat hineinbringt.

Auf Grund dieser Versuche kann man nach Fischer zwei Arten von Strahlungen unterscheiden: 1. eine „Fremdstrahlung“, welche um einen heterogenen Wecker, wie es der Kernrest im Hollundermark ist, zustande kommt, und 2. die „Selbststrahlung“, welche um die Diffusionszone des Fällungsmittels entsteht.

Unter Zugrundelegung der für die Entstehung der künstlichen Strahlungen festgestellten Ursachen sucht Fischer nun die „histologischen“

Strahlungen folgendermassen auf vitale Fremd- und Selbststrahlung zurückzuführen[1]).

Was zunächst die cirkum-nukleären Strahlungen anbetrifft, wie sie während des Knäuelstadiums in Pflanzenzellen auftreten, so könnte man sie für Fremdstrahlungen halten, die dadurch entstanden sind, dass durch Stoffe, die aus den Nachbarzellen eindringen, im Protoplasma gelöste Eiweisskörper ausgefällt wurden. Jedoch sind gerade diese Strahlungen als Fixierungsartefakte nicht ganz unverdächtig (vergl. die Anm. 1.).

Sie könnten aber auch Selbststrahlungen des Kerns sein, dadurch hervorgerufen, dass aus dem Kern irgend ein Stoff allseitig hervordringt, der mit cytoplasmatischen Stoffen unlösliche Verbindungen eingeht. Der Kern wirkte dann ebenso wie ein in Albumoselösung gelegtes Kryställchen von Sublimat; nur würde in der Zelle alles viel feiner und zarter werden.

Eine solche Selbststrahlung des Kerns könnte nun sehr wohl auch die Polstrahlung sein, die sich deshalb auf die beiden Pole beschränkte, weil an ihnen allein die betreffende Kernsubstanz in das Cytoplasma hineindiffundiert.

Sobald der Kern sich aber öffnet, müssen auch gelöste Stoffe aus dem Cytoplasma in den Kern vordringen und damit wäre, falls unlösliche Verbindungen zwischen Plasma- und Kernstoffen entständen, auch die Möglichkeit gegeben, dass die Chromosomen als Strahlenwecker wirken und zum Ansatz achromatischer Fäden werden. Unter diesen würden dann diejenigen, welche nicht an Chromosomen sich ansetzen und gewissermassen erst am Gegenpol geweckt werden, als Spindelfasern erscheinen[2]).

Die Strahlungen, die in der lebenden Zelle etwa zuerst bei der Öffnung des Kerns oder schon bei der Auflockerung seiner Wand an den Polen entstehen, könnten sehr bald wieder vergehen, etwa gelöst werden, und es könnten während ein- und derselben Mitose mehrmals Strahlungen entstehen. Nur scheinbar würden diese, wenn man verschiedene fixierte Stadien vergleicht, durch den ganzen Teilungsvorgang hindurch, von An-

1) Fischer will voraussetzen, dass die Strahlungen und Fasern der mitotischen Figuren in der lebenden Zelle schon vorhanden und von den Fällungsmitteln naturgetreu konserviert worden sind; obgleich „alle Bedingungen für Fällungsstrahlungen während der Fixierung gegeben sind“.

2) „Wenn ein Centralkörperchen im Centrum der Strahlen liegt, so könnte es ja wirklich als Strahlenwecker gedient haben; es könnte aber auch erst sekundär in diese Strahlung gelangt sein. Man bedenke z. B., dass der Kern noch geschlossen ist, dass aber von seinen Polen aus eine Selbststrahlung in das Cytoplasma sich ausbreitet und dass jetzt erst der Kern bipolar sich öffnet und ein Nukleolus oder ein anderes färbbares Körnchen des Kerns an den Polen herausgedrängt wird. Es müsste jetzt als mehr oder weniger deutliches Centrum der so schon auf die Kernpole centrierten Strahlungen erscheinen.“



fang bis zu Ende, ausdauern und so anscheinend eine wichtige Rolle dabei spielen. Dennoch könnte es so sein, dass die Chromosomen, wie schon entwickelt wurde, einfach der allgemeinen Wachstumsbewegung des ganzen Zellinhalts gemäss, auseinanderrückten und dass in einem bunten Wechselspiel chemischer Prozesse notwendig Strahlungen zwischen ihnen und ebenso von ihnen aus nach der Zellperipherie sich entwickeln müssten, Strahlungen, die weder kontraktil noch sonst aktiv wären, sondern nur eine polymorphe Erscheinungsform der Eiweisskörper im Zustande der Fällung.

Der geschilderte Versuch, die Strahlung kausal abzuleiten, ist auf den ersten Blick nicht ohne Interesse, erweist sich aber bei weiterer Überlegung sehr bald als unhaltbar, sogar dann, wenn man zugiebt, dass die Bedingungen, unter welchen die künstlichen Strahlungen entstehen, in der Zelle vorausgesetzt werden dürfen.

An dieser Stelle möchte ich besonders auf folgenden Punkt aufmerksam machen, in welchem die „künstlichen" Strahlungen und die „histologischen" der wirklichen Übereinstimmung entbehren. Zwischen der Art und Weise, wie beide wachsen, besteht derselbe Unterschied wie zwischen organischem und anorganischem Wachstum. Die von Fischer experimentell erzeugten Strahlungen können nicht in ihrem Verlauf (interstitiell), sondern immer nur an ihren freien Enden durch einfache Substanzanlagerung wachsen.

Fischer nimmt allerdings das gleiche von den natürlichen Strahlen an. Dass es aber nicht möglich ist, bei diesen mit einer derartigen Annahme auszukommen, zeigt sich, wenn man z. B. eine Centralspindel, wie sie in den Zellen des Salamanderhodens vorkommt, ins Auge fasst. Die Fasern derselben würden, einmal angelegt, nach Fischer überhaupt nicht wachsen können, da sie keine freien Enden haben. Um das Längerwerden der Spindelfasern zu erklären, muss Fischer daher zu der Annahme greifen, dass die Spindelpole „infolge der allgemeinen Wachstumsbewegung des Zellinhalts" auseinanderrücken und die Strahlen zwischen ihnen immer wieder vergehen, um in einem nächsten Stadium neu gebildet zu werden.

Einen zeitweiligen Schwund der ganzen Spindel scheint Fischer nicht anzunehmen; in der That wäre eine solche Annahme auch nicht zu rechtfertigen, da man in den Zellen des Salamanderhodens die Centralspindel während des Ablaufs der Mitose niemals vermisst.

Fischer stellt sich vielmehr vor, dass immer nur ein Teil der Spindelfasern untergeht und dass alte und neue Strahlen zu dem jeweiligen Gesamtbild sich vereinigen.

Unter dieser Voraussetzung ist es aber unverständlich, wie die Spindelpole es überhaupt fertig bringen, sich von einander zu entfernen. Denn, da nach Fischer die Strahlen nicht selbst aktiv sind, würden die nicht gelösten geradezu ein Hindernis für die Entfernung der Spindelpole darstellen. Die Zelle würde sich also einen sehr ungeeigneten Augenblick ausgesucht haben, um solche Strahlungen zu entwickeln.

Es ergiebt sich demnach, dass man zu der Annahme eines Wachstums der Spindelfasern gezwungen ist; dieses Wachstum kann nur ein „organisches" sein.

Andere Einwände werden sich mit Leichtigkeit aus der Betrachtung spezieller Fälle, aus dem Verlauf der Strahlen, ferner aus der Zeit ihres Auftretens ergeben. Z. B. ist für mich folgendes der Aufklärung bedürftig. Bei sich teilenden Spermatocyten des Salamanders tritt in den Anaphasen, nachdem eine Mischung von Kern- und Zellinhalt längst stattgefunden hat, eine sehr ausgedehnte Strahlung um die Centralkörper auf; vergl. die Figuren 63—70 meiner unten citierten Arbeit[1]). Diese neu erscheinende Strahlung könnte nur eine „Fremdstrahlung" im Sinne von Fischer sein, die durch Stoffe hervorgerufen wäre, welche von aussen in die Zelle eindringen. Man müsste sich dann aber doch fragen, warum die Chromosomen nicht zum Ausgangspunkt der Strahlung werden, obgleich diese sich so unvergleichlich viel besser für diesen Zweck darbieten als die winzig kleinen Centralkörper.

Weniger ernst darf der folgende Versuch von Houssay (71) genommen werden, die mitotischen Phänomene auf die Osmose zwischen der Zelle und der umgebenden Flüssigkeit zurükzuführen. Houssay setzt sich zunächst die Aufgabe, die Teilung des Strahlencentrums im Beginn der Mitose zu erklären. Er geht von der Voraussetzung aus, dass die Osmose senkrecht zur Oberfläche vor sich geht (qu'elle s'exerce normalement aux surfaces); was in dieser allgemeinen Form jedenfalls nicht richtig ist. Allerdings ist es wahrscheinlich, dass die Richtung der osmotischen Kraft in der Nähe einer Oberfläche senkrecht zu dieser ist; dass sie aber durch das ganze Innere der Zelle dieselbe bleibt, ist nicht ohne weiteres anzunehmen.

Zugegeben, dass die von Houssay gemachte Voraussetzung zutrifft, so kommen die Strahlen nach ihm dadurch zustande, dass die Alveolen der Zellsubstanz (Houssay schreibt der Zellsubstanz im Anschluss an Bütschli einen wabigen Bau zu) sich unter der Wirkung der osmotischen

[1]) Fr. Meves, Über die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48. 1896.



Kräfte in die Länge ziehen. Das Strahlungscentrum, dessen Teilung erklärt werden soll, ist das Centrum der Osmose.

Bei einem kugeligen Zustand der Zelle und einer Lage des osmotischen Centrums neben dem Kern, ist nach Houssay Ruhe vorhanden, solange sich Endosmose und Exosmose das Gleichgewicht halten. Bei einer Störung des Gleichgewichtes in dem einen oder dem andern Sinne verwandelt sich dagegen die Kugel in ein Ellipsoid, auf einem Querschnitt der Kreis in eine Ellipse. Wie Houssay meint, dass dies geschehen kann, bitte ich den Leser im Original nachzusehen.

Sobald nun aber die Form der Ellipse hervortritt, sollen sich die durch die Osmose gerichteten Linien, da sie immer senkrecht zur Oberfläche sind, nach Houssay nicht mehr in einem, sondern in vier Punkten schneiden, von denen zwei (A und A') auf der kurzen, zwei (B und B') auf der langen Achse der Ellipse gelegen sind. Ich meine dagegen, dass die osmotischen Linien, wenn sie bei der kugelförmigen Zelle durch das Centrum gingen, es nach einer Deformation der Kugel in ein Ellipsoid wahrscheinlich (wenigstens annähernd) auch noch thun würden. Giebt man aber zu, dass Houssay Recht hat, so ist die entstehende Figur auch dann noch nicht mit einer mitotischen vergleichbar, da sie statt zwei vier Strahlencentren besitzt. Houssay muss also zwei Centren beseitigen; hierzu wählt er diejenigen (B und B'), welche auf der langen Achse der Ellipse liegen. Von diesen beiden Punkten ist der eine (B') nach Houssay unsichtbar, da er in den Kern hineinfällt. Die übrig bleibenden drei Punkte (A, A' und B) sind insofern ungleich, als zwei derselben A und A', welche auf der kurzen Achse liegen, sich in einem Plasma befinden, welches der Bewegung wenig oder gar nicht nachgegeben hat. Der andere Punkt B dagegen befindet sich in einer Region, deren Alveolen dem Zug der osmotischen Kräfte gefolgt, also nicht verlängert geblieben sind. Die Verlängerung der Vakuolen ist nun aber die einzige Möglichkeit, die osmotischen Linien wahrzunehmen. Wenn die Verlängerung aufhört, sieht man die Linien nicht mehr und damit wird auch der Punkt B unsichtbar.

Die Künstlichkeit dieser Konstruktionen spricht zu sehr dagegen, dass sie richtig sein könnten, als dass es sich verlohnte, sie ernstlich zu kritisieren.

IV. Mechanische Vorstellungen über den Vorgang der Zelldurchschnürung.

Die Anhänger der Kontraktionstheorie suchen den Vorgang der Zell Ein- und -Durchschnürung durch eine ziehende Wirkung von Fäden zu erklären. Die diesbezüglichen Ansichten von M. Heidenhain und

von Rhumbler habe ich in meinem vorigen Bericht pag. 374 und pag. 375 (mit Bezug auf Rhumbler vergl. auch pag. 370) referiert; eine abweichende Vorstellung hat v. Kostanecki (voriger Bericht pag. 377) entwickelt. Neuerdings hat Rhumbler (124) den Versuch gemacht, die von H. E. Ziegler studierte Furchung des Ctenophoreneies, welche dieser auf andere Weise zu erklären sucht, auf Kontraktionsvorgänge zurückzuführen; ich werde über diesen Versuch weiter unten im Anschluss an die Zieglersche Darstellung berichten.

Ich selbst habe vor zwei Jahren darauf hingewiesen[1]), dass man auch bei Annahme einer Stemmwirkung wenigstens das Auftreten einer äquatorialen Einfaltung sich recht wohl verständlich machen könne. Dass diese Falte sich weiterhin vorschiebt und auf diese Weise die Zelltrennung bewirkt, führte ich darauf zurück, dass ein Wachstum der Zellwand an der eingefalteten Stelle einsetzt.

Rhumbler (123) versucht, die Möglichkeit, dass die anfängliche Einfaltung durch Stemmwirkung von Fasern zustande kommen könnte, zu widerlegen, begeht dabei aber das Missverständnis, dass er mit seiner Kritik an die Fig. 6 meines unten[1]) citierten Aufsatzes anknüpft, in welcher nach meiner Darstellung die Stemmarbeit der Strahlen bereits besorgt ist; aus diesem Grunde kann ich mir ein Eingehen auf die von Rhumbler vorgebrachten Einwürfe ersparen.

Indem Rhumbler die beiden Fadentheorien, die Kontraktions- und die Expansionstheorie, in Bezug auf ihren Erklärungswert gegen einander abwägt, bemerkt er: „Die Zugtheorien haben bereits durch ein mechanisches Modell, in welchem sie die Zellmembran durch einen Gummireifen, die von den Centren ausgehenden Strahlen durch Gummischnüre ersetzten, den feststehenden Nachweis erbracht, dass sich unter Annahme einer ziehenden Wirkung der Strahlen thatsächlich der ganze Ablauf der Cytokinese rein mechanisch erklären lässt.“ Den „Expansionstheoretikern“ dagegen sei ein solcher Nachweis noch nicht geglückt. Im Gegenteil, sagt Rhumbler, er selbst habe in seiner Arbeit[2]) aus dem Jahre 1897 durch ein Modell, in welchem die Strahlen durch stemmende Drähte ersetzt waren, die Expansionstheoretiker davon zu überzeugen gesucht, dass sie

[1]) F. Meves, Über den Vorgang der Zelleinschnürung. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. 5. 1897.

[2]) L. Rhumbler, Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. 4. 1897.



mit ihrer Annahme einer stemmenden Wirkung der Strahlen die Zellteilung nicht zu erklären vermögen.

Dass es mit dem Modell, welches Rhumbler loc. cit. pag. 681 für diesen Zweck vorgeschlagen hat, nicht gelingt, den Vorgang der Zelleinschnürung unter der Annahme einer Stemmwirkung der Strahlen wiederzugeben, ist durchaus richtig. Daraus folgt aber nicht, dass es überhaupt nicht möglich ist. Ich wäre imstande, ein für diesen Zweck geeignetes Modell anzugeben, unterlasse es aber einstweilen, weil ich ein breiteres Eingehen auf den Gegenstand für verfrüht halte.

Ohne das Hülfsmittel einer Strahlenwirkung haben, schon früher, Bütschli, v. Naegeli, Berthold den Vorgang der Zelleinschnürung zu erklären gesucht. Es sei mir gestattet, die Ansichten der genannten drei Forscher der Vollständigkeit halber hier kurz anzuführen.

Bütschli[1]) (1876) erklärt die Einschnürung durch eine Vermehrung der Oberflächenspannung im Äquator der Zelle. Er nimmt an, dass von den beiden Centren gleichzeitig eine Änderung in der Beschaffenheit des Plasmas ausgeht. Da die Wirkung dieser Änderung in der Mitte zwischen den Centren von beiden Seiten zusammentrifft, muss sie hier (d. h. in der Teilungsebene) am bedeutendsten sein. Wird nun durch diese Änderung des Plasmas eine Vermehrung der Oberflächenspannung herbeigeführt[2]), so wird die kugelige Zelle ihre Gestalt aufgeben, sich in die Länge strecken und, wenn die Veranlassung zur Deformation weiter andauert, sich schliesslich einschnüren.

v. Naegeli[3]) (1884) glaubt die Zell-Ein- und -Durchschnürung allein unter der Annahme eines äquatorialen Wachstums der Zellperipherie erklären zu können. Auch mir scheint diese Annahme für viele Fälle völlig zu genügen.

Für Berthold[4]) (1896) erscheint zur Erklärung der Zelleinschnürung („soweit sich die Bedingungen augenblicklich übersehen lassen") die Vorstellung einzig möglich, „dass zufolge der im Eikörper entstandenen bipolaren Symmetrie in der Äquatorialebene schliesslich derartige Mischungsverhältnisse hergestellt werden, dass die oberflächlichen Plasmaschichten

---

1) O. Bütschli, Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. Senkenbergschen Naturf.-Ges. Bd. 10. 1876.

2) Wir wissen (Bütschli), „dass schon kleine chemische Änderungen, im Plasma jedenfalls allein schon Differenzen im Wassergehalt, die Oberflächenspannung verändern".

3) C. v. Naegeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München 1884. pag. 343.

4) G. Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

sich in der Äquatorialebene gewissermassen pseudopodienartig nach innen vorzustülpen und einzuschnüren gezwungen wären. Dann wäre der Vorgang auf die Mechanik der allgemein verbreiteten Pseudopodienbildung frei in ein flüssiges Medium hinein zurückgeführt"; für diese hat Berthold im dritten Kapitel seines Buches eine physikalische Ableitung zu geben versucht.

Von neueren Autoren suchen v. Erlanger und H. E. Ziegler ohne die Beihülfe von Zug- oder Stemmfasern auszukommen.

v. Erlanger (42) ist mit Bezug auf die Kernteilung, wie ich oben berichtet habe, zu dem Resultat gekommen, dass dieselbe die Folge eines Flüssigkeitsaustausches zwischen dem Kern und den Centrosphären sei. Von der Teilung des Zellleibes sagt er, dass sie ihm ebenfalls durch „Druckschwankungen" in Attraktionssphäre und Kern bedingt zu sein scheine; jedoch unterlässt er es, eine genauere Vorstellung über die Art ihres Zustandekommens zu entwickeln.

Nach H. E. Ziegler (149) vollzieht sich die Furchung des Ctenophoreneies (Beroe) folgendermassen. Das Ei und ebenso jedes Blastomer besteht aus einer dünnen protoplasmatischen Aussenschicht und einer von dieser umschlossenen Dottermasse; der Kern der Zelle liegt an einer Seite in der Aussenschicht; ebenda liegt auch die Teilungsfigur.

Die Teilungsfurche tritt im Dyaster- oder Dispiremstadium über der Mitte der Spindel auf und schneidet von hier aus durch die ganze Zelle hindurch. Beiderseits von der entstehenden Furche erheben sich zwei „nasenähnliche" Fortsätze, welche die Tochterkerne enthalten. Während die Furche tiefer einschneidet, werden diese Fortsätze grösser und legen sich über der Furche von den beiden Seiten her zusammen. . Da, wo die Furche sich einsenkt, sieht man vor Entstehung derselben, dass die Aussenschicht streifenförmig verdickt ist; diese Verdickung liegt, während die Furche durchschneidet, am unteren Furchenende.

Das Zustandekommen der Verdickung beruht nach Ziegler auf einer Fernwirkung der Centren, welche sich bei den Kernen befinden; die Verdickung selbst aber bewirkt das Einschneiden der Furche in folgender Weise: „Die Innenmasse des Eies steht unter dem Drucke der protoplasmatischen Aussenschicht, welche die weiche Dottermasse wie eine gespannte elastische Membran umfasst. Es beruht dies nicht allein auf der Oberflächenspannung, sondern auch auf der eigentümlichen Kohärenz des Protoplasmas, welche zur Zeit nicht genauer physikalisch zu analysieren ist. Wenn die Aussenschicht ringsum von gleicher Dicke ist, so resultiert

daraus eine kugelige Form der Zelle. Wenn die Aussenschicht aber von ungleichmässiger Dicke ist, so folgen daraus entsprechende Formveränderungen der Zelle. Entsteht eine Verdickung der Aussenschicht, welche die Form eines Streifens hat, so übt dieser Streifen einen relativ stärkeren Druck aus und sinkt also ein."

Die Deutung, welche Ziegler dem von ihm beobachteten Teilungsvorgang giebt, ist von Fischel und (in einer besonderen Arbeit) von Rhumbler diskutiert worden.

Fischel (44) erklärt, dass es für ihn physikalisch nicht vorstellbar sei, wie die Zelldurchschnürung durch einfachen Druck einer protoplasmatischen Verdickung zustande kommen könne.

Auch mir ist es nicht wohl verständlich, wie eine Durchschnürung auf die von Ziegler gewollte Weise zustande kommen könnte. Dagegen kann eine Einschnürung dann entstehen, wenn der Verdickungsstreifen, wie Ziegler es sich auch wohl vorstellt, sich in einer, der an dieser Stelle vermehrten Schichtdicke entsprechenden, stärkeren Spannung befindet [1]).

Fischel bezeichnet ferner die „Fernwirkung" der Centren, welche Ziegler für das Zustandekommen der Verdickung annimmt, als ganz hypothetisch. Die in Rede stehenden Vorgänge liessen sich vielmehr in ganz einfacher, ungezwungener Weise erklären, wenn wir eine Wirkung der Polstrahlen in dieser oder jener Richtung — am wahrscheinlichsten sei ihm allerdings, nach den anderweitig bekannt gewordenen Thatsachen, eine Wirkung im Sinne einer Kontraktion — anerkennen. Ziegler leugne freilich das Vorhandensein von Polstrahlen im Ctenophorenei. Allein der Umstand, dass er sie am lebenden Objekte nicht wahrnehmen konnte, berechtige bei der Grösse und den optisch-physikalischen Eigenschaften des Beroe-Eies noch keineswegs ihr Fehlen als sicher zu behaupten.

Rhumbler (124) kommt bei einer Erörterung der von Ziegler behaupteten Fernwirkung der Centren zu dem Resultat, dass dieselbe keine direkte sein könne. In diesem Fall könnte die Zusammenhäufung am Furchengrund (Furchenkopf, Rhumbler) nur durch eine abstossende Kraft der Kerncentren bewirkt werden. Alle Erfahrungen sprächen aber entschieden für eine Protoplasma-zusammenziehende Wirkung der Kerncentren. — Indirekt seien dagegen die Kerncentren bei der Furchenkopfzusammenhäufung ganz gewiss beteiligt.

---

[1]) Wenn das Volumen des Eies nach Anlage des Streifens stark zunehmen würde, so würde auch ein unelastischer Streifen eine Einschnürung zu Folge haben.

Was den zweiten Punkt der Zieglerschen Erklärung anlangt, dass die Zusammenhäufung des Protoplasmas am Furchenkopf durch stärkeren Druck auf den Eiinhalt die Furchung bewirken soll, so scheint Rhumbler die Möglichkeit an und für sich zuzugeben. Jedoch müsste nach ihm das Aussehen der Zusammenhäufung in diesem Fall ein anderes sein. Die Inhaltsmasse des Ctenophoreneies sei jedenfalls in hohem Grade zähflüssig. Der Widerstand, den sie dem in die Tiefe drückenden Furchenkopfplasma entgegensetzen werde, müsse ein so erheblicher sein, dass das Furchenkopfplasma von dem Furchenkopf mehr oder weniger weggedrückt werden und sich an den Seiten der Furche ansammeln müsse.

Rhumbler unternimmt es dann, die Zieglerschen Befunde nach seiner Theorie durch Centrenzug und Membranwachstum zu erklären. Der Centrenzug kann beim Ctenophorenei wegen der Lage der Centren nur im Anfang des Durchschnürungsprozesses thätig sein; wenn die Furche sich tiefer in das Ei einschlägt, tritt dafür gesteigertes Membranwachstum ein, welches mit einem besonderen ihm eigenen Mechanismus die letzte Durchteilung verrichtet.

Die Wirkung der Centren ist nach Rhumbler folgende. Bei der oberflächlichen Lage der Spindel im Ei werden die Centren die über und seitwärts von ihnen gelegenen Teile der Zellmembran an sich heranziehen; nach abwärts vermögen sie aber nicht zu einer gleichstarken Zugwirkung auf die jenseits der Dottermasse gelegene Zellmembran des unteren Eipoles zu gelangen, weil hier die Dottermassen im Wege sind.

Diese Verhältnisse ahmt Rhumbler mit seinem (in meinem vorigen Bericht pag. 375 beschriebenen) Modellreifen in der Weise nach, dass er nur einen kleinen Teil desselben mit (12) Gummischnüren belegt. Dann werden je eine Hälfte (6) Gummischnüre mit ihren central gerichteten Enden in je einen Springring zusammengefasst, um die Zugkraft der Schnüre auf zwei Centren zu konzentrieren. Überlässt man nach diesen Vorkehrungen das Modell der Zugwirkung der Schnüre, indem man es von dem Nagelbrett loslöst, so erheben sich da, wo diese Schnüre angebracht sind, zwei nasenartige Vorsprünge, welche eine Furche zwischen sich fassen.

Beim Ei senkt sich die Furche durch ihr Wachstum allmählich tiefer ein, wobei sie durch den Zug der Centren geführt wird. Dieser Zug kann aber nur so lange wirksam sein, bis die vormalige Achse der Kernspindel erreicht ist. Von da an wird die eingefaltete Zellmembran der Führung durch die Centren entbehren. Es wäre aber für sie nur dann, wenn sie eine grosse Festigkeit besässe (was nach Zieglers Angaben nicht der Fall ist), möglich, wachsend durch die Eimasse hindurchzukommen; wahrschein-

lich würde sie sich unter dem Widerstand der Eimasse zur Seite biegen, wenn nicht an Stelle der erloschenen oder zum mindesten unwirksam gewordenen Centrenführung eine andere Führung eintreten würde, welche von dem vordringenden Furchenende der Zellmembran selbst besorgt wird.

Das vordringende Furchenende führt sich selbst, indem sich am Furchenkopf eine Plasmaanhäufung ausbildet, welche einen Zug ausübt (als Ausdruck der Zugwirkung sind von Ziegler beschriebene Auszackungen dieser Plasmaanhäufung aufzufassen).

Das Zustandekommen der Anhäufung lässt sich nach früheren Auseinandersetzungen Rhumblers, wie folgt, erklären. Am Furchenkopf werden neue Zellmembranteile gebildet; es findet hier eine Verdichtung derjenigen Substanzen statt, welche zur Membranbildung zusammentreten. Aus dieser Verdichtung (die selbst noch nicht mit einer Zusammenhäufung von Protoplasma verwechselt werden darf) leitet sich dann die Zusammenhäufung des Protoplasmas und eine Zugwirkung auf die umgebenden Teile der Zelle in der früher von Rhumbler auf Grund der Analyse natürlicher und künstlicher Astrosphärenbildungen auseinandergesetzten Weise ab (vergl. den vorigen Bericht pag. 368).

Dass ein von dem Furchenkopf auf das Protoplasma ausgeübter Zug wirklich die Teilung in der für das Ctenophorenei charakteristischen Weise besorgen könnte, lässt sich leicht am Modell zeigen.

An die obige Auseinandersetzung schliesst Rhumbler allgemeine Betrachtungen an: 1. über die ontogenetische und phylogenetische Herkunft des Furchenkopfcentrums; 2. über die Bedeutung der Mehrheit der möglichen Zellteilungsfaktoren (vermehrte Sicherheit, Minimum von Kraftaufwand, Anpassungsfähigkeit). Weitere Abschnitte handeln von der Bedeutung der (aus dem geschilderten Mechanismus der Zelldurchschnürung hervorgehenden) ungleichen Ausgestaltung der Teilungsmembran für die Ontogenie und ferner von dem Mechanismus, welcher die steigende Komplikation der Embryonalzellen während der Ontogenie besorgt. In einem letzten Kapitel wird dann noch die Mechanik der Entstehung der Mikromeren am unteren Eipole besprochen.

XI.

Allgemeine Zellmechanik.

Von

L. Rhumbler, Göttingen.

Litteratur:

Die hinter den Namen befindlichen Zahlen entsprechen denen im Text, sie beziehen sich auf das Jahr des Erscheinens der betreffenden Arbeit. Nur die mit * bezeichneten Arbeiten sind mehr oder weniger eingehend referiert; aus den übrigen sind nur einzelne in das Referatengebiet einschlagende Stellen angezogen worden. Hier vermisste Arbeiten sind in den Referaten über „Entwickelungsmechanik" bezw. über „Zellteilung" zu suchen.

Andrews, G. (97), The living substance as such and as organism. In: Journ. Morph. Boston. Vol. 13. Suppl. 1897. 176 pag.

Berthold, G. (86), Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

Boruttau, H. (98), Kurzes Lehrbuch der Physiologie für Mediziner. Leipzig und Wien 1898.

Brücke, E. (61), Die Elementarorganismen. Sitzungsber. d. k. Akad. Wien. Bd. 44. II. Abt. (Jahrg. 1861). 1862. pag. 381—406.

*Brandt, K. (95), Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien und anderen pelagischen Tieren. 1. Untersuchungen über den hydrostatischen Apparat von Thalassicollen und koloniebildenden Radiolarien. Zool. Jahrb. Syst. Bd. IX. pag. 27—74.

Bütschli, O. (78), Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30. 1878. pag. 205—281. Taf. XI—XV.

Derselbe (80—89), Protozoa in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig u. Heidelberg.

*Derselbe (92), Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892. (Hierin auch zahlreiche ältere Litteraturangaben über Protoplasmastruktur und Verwandtes.)

Derselbe (93), Über die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur. Verh. Ver. Heidelberg. N. F. 1893. Bd. 5. pag. 28—41.

*Derselbe (98), Untersuchungen über Strukturen, insbesondere über Strukturen nichtzelliger Erzeugnisse des Organismus und über ihre Beziehungen zu Strukturen, welche ausserhalb des Organismus entstehen. Dazu ein Atlas mit Mikrophotographien. Leipzig 1898.

(Hierin auch zahlreiche Litteraturangaben über Strukturen von protoplasmatischen Abscheidungsprodukten, wie Cellulose, Stärke etc.)

Cohnheim, O. (98), Über Dünndarmresorption. In: Zeitschr. f. Biolog. (Kühne u. Voit). N. F. Bd. 18. 1898. pag. 129—153.

*Davenport, C. B. (97), The Role of Water in Growth. Proceed. of the Boston Society of Natural History. Vol. 28. Nr. 3. pag. 73—84. Boston 1897.

Doflein, Fr. (97), Karyokinese des Spermakerns. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50. 1897. pag. 189—219.

*Dreyer, Fr. (92), Die Prinzipien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 26. 1892. pag. 204—468. Bd. 15—29.

*Fischel, A. (99), Über vitale Färbung von Echinodermeneiern während ihrer Entwickelung. Anat. Hefte (von Merkel u. Bonnet). 1. Abt. Bd. 11. 1899. pag. 463—505. Taf. 24/25.

Flemming, W. (94), Zelle. Morphologie der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. Ergebnisse. Anatomie. Bd. III. 1894.

Gad, J. (78), Zur Lehre von der Fettresorption. In: Du Bois-Reymonds Arch. f. Phys. 1878. pag. 181. (Öltropfen, welche freie Fettsäure enthalten, bilden bei blosser Berührung mit alkalischen Flüssigkeiten selbstthätig die vollkommensten Emulsionen. Während der Emulsionsbildung bildet der Öltropfen am Rande seitliche Fortsätze und zeigt Formveränderungen und Bewegungen, die denen der Amöben sehr ähnlich sind.)

Gruber, A. (86), Die Frage nach dem Bestehen verschiedener Plasmaschichten im Weichkörper der Rhizopoden. In: Biol. Centralbl. Bd. VI. Nr. 1. 1886. pag. 5—8.

Häcker, V. (99), Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre. Jena 1899.

Herbst, C. (96), Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwickelung der Tiere. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. II. 1896. pag. 455—516. Taf. 26—29.

*Derselbe (97), Über die zur Entwickelung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit. I. Teil. Die zur Entwickelung notwendigen anorganischen Stoffe. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. V. 1897. pag. 649—793 Taf. 12—14.

*Derselbe (98), Über zwei Fehlerquellen beim Nachweis der Unentbehrlichkeit von Phosphor und Eisen für die Entwickelung der Seeigellarven. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. VII. 1898. pag. 486—510.

*Herrick, F. (95), Movements of the Nucleolus through the action of gravity. In: Anat. Anz. Bd. X. 1895. pag. 337—340.

Hertwig, O. (93), Die Zelle und die Gewebe. I. Bd. Jena 1897. II. Bd. Jena 1898.

Hertwig, R. (96), Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. In: Abhandl. d. k. bayer. Akad. d. Wiss. II. Kl. Bd. 19. 3. Abteilung.

Hörmann, G., Studien über die Protoplasmaströmung bei den Characeen. 79 pag. 12 Abb. Jena 1898. (Vergleichende Reizphysiologie; vorwiegend botanisch.)

Derselbe, Die Kontinuität der Atomverkettung, ein Strukturprinzip der lebendigen Substanz. 118 pag. 32 Abbild. Jena 1899. (Beschäftigt sich mit den Molekularstrukturen der reizleitenden Substanz und erklärt aus diesen eine grössere Reihe biologischer Probleme. Hier nicht referiert, weil von unsichtbaren Faktoren ausgehend.)

Hofer, Br. (89), Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kernes auf das Protoplasma. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 17. 1889.

*Huppert, Dr. (96), Über die Erhaltung der Arteigenschaften. Prag 1896.

*Israel, O. (95), Über eine eigenartige Kontraktionserscheinung bei Pelomyxa palustris Greef. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44. 1895. pag. 228—236. Taf. 16.

*Jensen, P. (92), Über den Geotropismus niederer Organismen. Arch. f. d. gesamte Phys. (Pflüger). Bd. 53. 1892.

*Derselbe (96), Über individuelle physiologische Unterschiede zwischen Zellen der gleichen Art. Ibidem. Bd. 62. 1896. pag. 172—200. Taf. 1—2.

Kühne, W. (64), Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig 1864.

Derselbe (98), Über die Bedeutung des Sauerstoffes für die vitale Bewegung. In: Zeitschr. f. Biol. (Kühne u. Voit). N. F. Bd. 18. pag. 425—522.

Labbé, A. (98), La Cytologie expérimentale. Paris 1898.

*Le Dantec, F. (95). Sur l'adhérence des Amibes aux corps solides. In: Comptes rendus Acad. sc. 1895. pag. 210—213

Lee, A. B. u. Mayer, P. (98), Grundzüge der mikroskopischen Technik. Berlin 1898.

Lehmann, O. (88), Molekularphysik. Leipzig 1888/89.

Derselbe, Über Kontaktbewegung und Myelinformen. Ann. d. Physik u. Chemie. N. F Bd. 56. 1895. pag. 771—788. Taf. I.

Leidy, J. (79), Fresh water Rhizopods of North America. Washington 1879.

Loeb, J. (96), Untersuchungen über die physiologischen Wirkungen des Sauerstoffmangels. In: Arch. f. d. gesammte Phys. (Pflüger). Bd. 62. 1896. pag. 249—294. Taf. 3 u. 4.

Derselbe (97), Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen. Ibid. Bd. 66. 1897. pag. 439—466. 2 Textfig.

Derselbe (98), Über den Einfluss von Alkalien und Säuren auf die embryonale Entwickelung und das Wachstum. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 7. 1898. pag. 631—641. Taf. 15.

*Derselbe (99a), Über die Ähnlichkeit der Flüssigkeitsresorption in Muskeln und in Seifen. Arch. f. d. gesamte Phys. Bd. 75. 1899. pag. 303—308.

Derselbe (99b), Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? In: Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 8. 1899. pag. 689—693.

Loeb, J. u. Budgett, S. P. (96), Zur Theorie des Galvanotropismus. 4. Mitteilung. Über die Ausscheidung elektropositiver Ionen an der äusseren Anodenfläche protoplasmatischer Gebilde als Ursache der Abweichungen vom Pflügerschen Erregungsgesetz. Ibidem. Bd. 65. 1896. pag 518—534.

*Mathews, A. (97), Zur Chemie der Spermatozoon. In: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. phys. Chemie. Bd. 23. 1898. pag. 399—411.

Meves, Fr. (97a), Zellteilung. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. (Merkel und Bonnet). 1897. pag. 283—390.

Derselbe (97b), Über den Vorgang der Zelleinschnürung. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 5. 1897. pag. 378—386.

Morgan, T. H. (99), The action of the Salt-Solution on the infertilized and fertilized eggs of Arbacia and of other animals. In: Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 8. pag. 448—539. 21 Textfig. u. Taf. 7—10.

*Nernst, W. (99), Zur Theorie der elektrischen Reizung. In: Nachr. d. k. Gesellsch. d. Wiss. Göttingen. Math.-phys. Kl. 1899. Heft 1.

*Ostwald, W. (99), Referat über O. Bütschli (98). Zeitschr. f. phys. Chemie. Bd. 28. 1899. pag. 574.

Pénard, E., Études sur les Rhizopodes d'eau douce. Mém. de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Génève. Tom. XXXI. Nr. 2. 1890. pag. 1—230. Taf. I—XI.

Pfeffer, G., Über die niedrigste Ausprägung der lebendigen Individualität und das Lebensdifferential. Verh. d. naturw. Vereins in Hamburg. 1896. pag. 1—23. (Verf. führt die psychischen Eigenschaften der organischen Materie auf chemische Prozesse zurück. Nach ihm hat auch jede nicht lebendige Molekel „im Augenblicke des Werdezustandes einen Blitz der Subjektivität, sie hat ein unendlich kurzes Ich-Gefühl, welches aber sofort wieder verschwindet und von dem nächsten Aufblitzen des Ich-Gefühls durch die Nacht der absoluten Subjektivitätslosigkeit getrennt ist." pag. 21.)

Pfeffer, W. (90a), Über Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. Abhandl. d. k. S. Gesellsch. d. Wiss. Bd. XVI. Nr. 2. 1890. pag. 149—183. Taf. I.

Derselbe (90b), Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen. Abhandl. d. k. S. Ges. d. Wiss. Bd. XVI. Nr. 2. 1890. pag. 187—243. Taf. II.

Derselbe (97), Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Leipzig 1897.

Plateau, J., Statique expérimentale et théorique des liquides soumis aux seules forces moléculaires. Gand et Leipzig 1873.

Quincke, G. (88a), Über periodische Ausbreitung an Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. S. B. Ak. Berlin 1888.

Derselbe (88b), Über periodische Ausbreitung und deren Einfluss auf Protoplasmabewegung. Verh. Ver. Heidelberg. N F. Bd. 4. pag. 269—270.

*Derselbe (88c), Über periodische Ausbreitung an Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. In: Annalen d. Phys. u. Chemie. N. F. Bd. 35. 1888. pag. 580—642. Taf. VII.

Derselbe, Über die Bewegung und Anordnung kleiner Teilchen, welche in Flüssigkeiten schweben. In: Verh. d. Ges. deutscher Naturf. 2. Teil. 1898. pag. 26—29. (Die Mitteilung enthält unter anderem eine Erklärung der Brownschen Molekularbewegung, die bekanntlich auch bei organischen Gebilden vorkommt. „Die Brownsche Molekularbewegung fehlt, wie Exner gezeigt hat, sobald die Flüssigkeit und ihre Umgebung gleiche Temperatur haben. Ich glaube, dass allgemein der Grund der Brownschen Molekularbewegung zu suchen ist in periodischer Erwärmung durch kontinuierliche oder periodische Belichtung und periodische Ausbreitung der erwärmten Flüssigkeit an der Oberfläche dünner Schichten Gas] oder anderer Flüssigkeit, welche die schwebenden Teilchen bekleiden oder an ihnen haften.“ pag. 29.)

Reinke, J., Protoplasma-Probleme. Studien über das Protoplasma. pag. 79—184. Berlin 1881.

Derselbe, Über Turgescenz und Vakuolenbildung im Protoplasma. Studien über das Protoplasma. Bd. III. pag. 53—76. Taf. I. Berlin 1883.

Rhumbler, L. (96), Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. I. Teil. Die Cytokinese. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 3. 1896. pag. 527—623. 39 Textfig. u. Taf. 26.

Derselbe (97), Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 4. 1897. pag. 657—730. 27 Textfig. u. Taf. 28.

*Derselbe (98a), Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Bewegung, Nahrungsaufnahme, Defäkation, Vakuolenpulsation und Gehäusebau bei lobosen Rhizopoden. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. 7. 1898. pag. 103—350. 100 Textfig. u. Taf. 6 u. 7.

*Derselbe (98b), Die Mechanik der Zelldurchschnürung nach Meves und nach meiner Auffassung. Ibidem. Bd. 7. 1898. pag. 535—556.

Derselbe (98c), Zellleib-, Schalen- und Kernverschmelzungen bei den Rhizopoden und deren wahrscheinliche Beziehungen zu phylogenetischen Vorstufen der Metazoenbefruchtung. Biol. Centralbl. Bd. 18. 1898. pag. 21—26, 33—38, 69—86 u. 113—130. 14 Textfig.

*Derselbe (99a), Die Furchung des Ctenophoreneies nach Ziegler und deren Mechanik. Ibidem. Bd. 9. 1899. pag. 187—238; 28 Textfig.

*Derselbe (99b), Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. II. Die Mechanik der Abrückung von Zelleinlagerungen aus Verdichtungscentren der Zelle (im Anschluss an Fischels Vitalfärbungen von Echinodermeneiern und Bütschlis Gelatinespindeln erläutert). Ibidem. Bd. 10. 1899. pag. 32—62. 12 Textfig.

*Derselbe (99c), Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. III. Mechanik der Pigmentzusammenhäufungen in den Embryonalzellen der Amphibieneier. Ibidem. Bd. 10. 1899. pag. 63—102. 15 Textfig. u. Taf. 4.

Rossi, U. (96), Sull' azione dell' elettricità nello sviluppo delle uova degli Anfibi. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. IV. 1896. pag. 273—297. Taf. IX—XIV.

Roux, W. (89), Die Entwickelungsmechanik, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft. Festrede zu Innsbruck 1889.

Derselbe (94), Über den „Cytotropismus" der Furchungszellen des Grasfrosches (Rana fusca). Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. I. 1894—1895. pag. 43.

Derselbe (95), Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. 2 Bde. Leipzig 1895.

Derselbe (96a), Über die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den elektrischen Strom. Arch. ges. Physiol. Bd. LXIII. 1896. pag. 542—544.

Derselbe (96b), Über die Selbstordnung (Cytotaxis) sich „berührender" Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. III. 1896. pag. 381—468. Taf. XXI—XXII u. 27 Textfiguren.

Schaudinn, F. (93), Myxotheca arenilega gen. nov. sp. nov., ein neuer mariner Rhizopode. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 57. 1893. pag. 18—31.

Derselbe: „Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium Sieboldii Schn." Anhang zu den: Abhandl. K. Preuss. Akad. Wissensch. Berlin vom Jahre 1899. pag. 1—93. Taf. I—VI.

Schenk, F. (97), Kritische und experimentelle Beiträge zur Lehre von der Protoplasmabewegung und Kontraktion. Pflügers Arch. f. d. gesamte Phys. Bd. 66. 1897. pag. 241—284.

Derselbe (99), Physiologische Charakteristik der Zelle. Würzburg 1899. 123 pag.

Schulze, F. E. (75), Rhizopodienstudien. IV. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11. 1875. pag. 329—353. Taf. 19.

Velten, W. (76), Einwirkung strömender Elektrizität auf die Bewegung des Protoplasmas etc. In: Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-phys. Kl. Bd. 74. 1. Abt. 1876. pag. 293—358. 1 Taf.

Van't Hoff, J. H. (87), Die Rolle des osmotischen Druckes in der Analogie zwischen Lösungen und Gasen. 5 Textfig. Zeitschr. f. physikal. Chemie. Bd. I. 1887. pag. 481—508.

*Verworn, M. (92), Die Bewegung der lebendigen Substanz. Jena 1892.

Derselbe (97), Allgemeine Physiologie. 2. Aufl. Jena 1897.

Wilson, E. B. (95), Archoplasma, Centrosoma and Chromatin in the sea-urchin Egg. In: Journ. of Morph. Vol. XI. pag. 443.

Zehnder, L., Die Entstehung des Lebens. Aus mechanischen Grundlagen entwickelt. 1. Teil. Moneren, Zellen, Protisten. Mit 123 Textfig. Freiburg, Leipzig u. Tübingen 1899. (Verf. beschäftigt sich mit der molekularen Anordnung der lebenden Substanz und mit den Ätherschwingungen im Umkreis der Atome. Hier nicht referiert, weil von unkontrollierbaren Faktoren ausgehend.)

*Ziegler, H. E. (98), Experimentelle Studien über die Zellteilung. III. Die Furchungszellen von Beroë ovata. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. 7. 1898. pag. 34—64. 12 Textfig.

Inhalt.

Im nachstehenden Referat sollen nur diejenigen Arbeiten eine nähere Erörterung erfahren, welche die Lebensäusserungen der Zellen auf mechanische Weise, — und zwar mechanisch in dem ausschliesslichen Sinne der Physik —, zu erklären versucht haben. Mit dieser engen Begrenzung soll natürlich nicht gesagt werden, dass diejenigen Arbeiten auf verwandten Gebieten, die eine direkt physikalische Basis nicht gewinnen konnten, nicht auch für unser Feld von Interesse sein könnten. Die gezogene Begrengung ist vielmehr lediglich die Folge der Arbeitsteilung, die die angrenzende „Entwickelungsmechanik“ berufenerer Seite zugewiesen hat.

Die Zahl der Forscher, die sich bis jetzt der physikalischen Zellmechanik zugewendet hat, ist noch sehr klein. Es wäre daher für das eigentliche Referatenjahr nur sehr wenig zu berichten gewesen; es sind aber Arbeiten aus früheren Jahren, sofern sie für das historische Verständnis der neueren Untersuchungen von Belang schienen, zu dem Referat hinzugezogen worden. Es geschah dies um so lieber, als sich durch die Einreihung dieser Arbeiten ein roter Faden durch den Bericht gewinnen liess. Aus demselben Grunde wurden auch einige Arbeiten von 1899 bereits berücksichtigt; Vollständigkeit wurde jedoch nur für das Jahr 1898 erstrebt.

Die Kontrollierbarkeit ihrer Resultate durch Messen und Experimentieren hat die Physik zu einer Sicherheit ihrer Lehrsätze kommen lassen, die weit über Dem steht, was in dieser Beziehung die biologischen Wissenschaften erreicht haben. Will die Biologie Nutzen aus der Anwendung der Physik ziehen, so wird sie darauf zu achten haben, dass diese Anwendung kontrollierbar bleibt; sie muss ihre Folgerungen nur aus Dem aufzubauen suchen, was sie wirklich sieht. Sobald sie ihren Ausgangs-

punkt ins Unsichtbare verlegt, wird sie unkontrollierbar und verliert damit jeden Vorteil über rein philosophische Spekulationen, mit denen man alles erklären kann, weil man seine Prämissen nur nach Dem einzurichten braucht, was später als Schlussfolgerung als sogenannte Erklärung auftreten soll. Eine solche Erklärung kann zwar zufällig einmal der Wirklichkeit nahe kommen, aber eine Gewähr dafür, dass sie es thut, ist nirgends gegeben und sicher ist, dass sie es nur selten gethan hat. Zellmechanische Erklärungen sollen erst da einsetzen, wo unser Mikroskop sichtbare Elemente antrifft und nur diese Elemente sollen dann Prämissen zur Erklärung des nachher oder des an grösseren Einheiten bezw. Verschiedenheiten Wahrgenommenen liefern. Hier soll jedenfalls nur über sichtbare und kontrollierbare Zellmechanik referiert werden und zwar nur über die allgemeine Zellmechanik, nicht über diejenige in besonderer Richtung differenzierter Zellen, wie der Nerven- und Muskelzellen, deren Arbeitsleistungen ein bereits vielfach durchgearbeitetes Gebiet der Physiologie darstellen, sodass für sie auf die physiologische Litteratur verwiesen werden kann.

I. Verhältnis vom Mechanismus zum Chemismus der Zelle.

„Mechanik“ in unserem physikalischen Sinne „ist die Lehre von den Bewegungserscheinungen, welche sich auf die Begriffe des Raumes, der Zeit und der Masse zurückführen lassen“ (Jäger, G.: Theoretische Physik, Leipzig 1898, pag. 11).

Aus der gegebenen Definition der Mechanik folgt für uns, dass die Zellmechanik die zeitliche Aufeinanderfolge der räumlichen Verschiebungen der Zelle als Ganzes oder einzelner Massenteilchen oder bestimmter Massenkomplexe innerhalb der Zelle zu analysieren d. h. physikalisch ursächlich zu verstehen und gesetzmässig festzustellen hat. Nicht weniger und nicht mehr.

Die Mechanik legt der Komplikation der bewegten Masse selbst keinerlei Schranken auf, wie Rhumbler (96, pag. 529) betont hat. Die Komplikation kann unendlich gross sein, ohne dass durch diese Komplikation die unendlich komplizierte Substanz den Gesetzen der Mechanik entzogen werden könnte; denn die Komplikationen brauchen Trägerinnen, Substanzen, an denen sie haften, also „Massen“ und dem „Raum und der Zeit“ können sie sich ebensowenig entziehen.

Auch wäre es ganz verkehrt, anzunehmen, dass die ausserordentlich grosse chemische und strukturelle Komplikation, welche den Zellen zweifellos eigen ist, nunmehr auch den Mechanismus der Zelle in gleicher Weise komplizieren müsse. Hierauf hat Rhumbler mehrmals hingewiesen

(96 und 98); für die Zellmechanik ist in erster Linie nur der Aggregatzustand der sich bei den der Erklärung unterzogenen Lebensvorgängen verschiebenden Zellteilen wichtig. Von dem Aggregatzustande der Zellen bezw. der Zellbestandteile hängen nämlich die Gesetze ab, welche bei den Erklärungen jeweils in Betracht gezogen werden müssen. Für die mechanische Erklärung „ist es in hohem Grade, wenn auch vielleicht in einzelnen Fällen nicht absolut nebensächlich, welche chemische Zusammensetzung die in Betracht zu ziehenden Zellbestandteile besitzen, weil die physikalischen Gesetze im allgemeinen nur von den Aggregatzuständen, nicht aber von der jeweiligen chemischen Konstitution der Materie abhängig sind. Die Gesetze der Flüssigkeiten, der Gase, der festen Körper sind im allgemeinen die gleichen, einerlei um welche Flüssigkeit, um welches Gas, um welchen festen Körper es sich im speziellen Falle handelt". Wenn das zähflüssige Protoplasma auch aus unzählig vielen zähflüssigen Substanzen zusammengesetzt sein mag, so bleibt es vom mechanischen Standpunkte aus doch nur eine zähflüssige Masse und ist als solche den relativ einfachen Gesetzen zäher Flüssigkeiten unterworfen.

Mechanische Ähnlichkeit oder mechanische Gleichheit, bedingt demgemäss durchaus nicht chemische Ähnlichkeit oder chemische Gleichheit (Rhumbler [98], pag. 106).

Diese Erkenntnis lässt zweierlei Folgerungen zu, auf welche die Zellmechanik ihr Augenmerk zu richten hat. Erstens können die mechanischen Erklärungen experimentell auf ihre „Möglichkeit" hin geprüft werden, indem man anorganische Substanzen ähnlichen Aggregatzustandes unter dieselben Bedingungen bringt, die man bei den Lebensvorgängen für massgebend erachtet hat und dann zusieht ob nun wirklich Vorgänge eintreten, die den betreffenden Zellvorgängen bewegungsbildlich entsprechen. Man kann mit anderen Worten, ohne die Chemie der Konstituenten der Zelle im Einzelnen zu kennen, Bewegungsvorgänge dieser Konstituenten experimentell mit anderen Substanzen nachahmen und somit durch die Nachahmung die „mechanische Möglichkeit" der Erklärung prüfen (loc. cit. pag. 108).

Zweitens liefert die grosse Unabhängigkeit des Zellmechanismus von der chemischen Komposition der Zelle ein Verständnis dafür, dass sich offenbar ganz verschiedene Zellen unter ähnlichen Umständen mechanisch ähnlich verhalten können. So können die Furchungszellen verschiedener Eier in ihrem mechanischen Verhalten grosse Übereinstimmung aufweisen, so können ganz verschiedenartige Amöben auf äussere Reize in gleicher Weise reagieren, so können sich die Teilungsstadien verschiedener Zellen im hohem Masse gleichen, obgleich in den genannten Einzelfällen offenbar

chemisch ganz verschiedene Plasmaarten in Bewegung und Thätigkeit sind (Rhumbler [96] pag. 532).

Dementsprechend hat A. Labbé (98) in seinem Werkchen, das in kompakter Kürze alle Ermittelungen über die Zelle zusammenstellt, welche bis jetzt auf experimentellem Wege gewonnen sind, darauf aufmerksam gemacht (88, pag. 13), dass chemische Veränderung nicht mit morphologisch kenntlicher Strukturänderung verknüpft zu sein braucht; er führt z. B. an, dass die Coccidin-Reservekörnchen der Coccidien sich in Paraglykogen umwandeln können, ohne Form, Grösse oder sonstwie ihr äusseres Aussehen zu verändern.

Huppert (96) wird durch vergleichend Studien zu der Auffassung geführt, dass jede Organismenart eigene ihr allein eigentümliche Chemismen besitzt, auf deren Eigenart die Vererbung beruht. Er dokumentiert in folgender Weise.

Zahlreiche Untersuchungen haben festgestellt, dass zwischen den in krystallinischer Form rein darstellbaren Hämoglobinen verschiedener Tiere zweifellos chemische Unterschiede bestehen, die sich vor allem durch verschiedene Gestalt der Krystalle kund geben (z. B. Platten und lange dünne Prismen beim Menschen, Tetraeder beim Meerschweinchen, kurze dicke rhombische Prismen beim Hamster, sechsseitige Tafeln beim Eichhörnchen, zarte, zu zierlichen Rosetten angeordnete Plättchen bei der Gans, Würfel beim Truthahn u. s. f.).

Die Hämoglobine sind bekanntlich Verbindungen einer farbigen Substanz, des Hämatins, mit Eiweiss. Das Hämatin ist bei allen Tieren immer dieselbe Substanz und ist auch immer nach gleichen Äquivalenten mit der Eiweisssubstanz vereinigt. Die chemischen Verschiedenheiten des Hämoglobins können daher nur auf chemischen Verschiedenheiten der Eiweisssubstanzen beruhen.

Hierin liegt der Nachweis, dass bei verschiedenen Tieren eigenartige Eiweisskörper vorkommen, konstant vorkommen, typisch für die betreffende Tierart. Es ist für den Chemiker undenkbar, dass chemisch verschiedene Verbindungen in einer immer gleich beschaffenen, immer in derselben Weise thätigen Umgebung standhaben könnten. Wo verschiedene Hämoglobine angetroffen werden, sind sicher auch andere Eiweisskörper und andere Einzelheiten im chemischen Bau des Tieres verschieden. Diese Verschiedenheit im chemischen Bau muss in der Verschiedenheit der chemischen Prozesse, d. i. im Stoffwechsel ihren Ausdruck finden.

Ein Beispiel für die Verschiedenheit der Stoffwechselprodukte selbst nahverwandter Tierarten bietet die Galle. Der Besitz der Cholsäure zeichnet

die Galle vor allen anderen Körperflüssigkeiten aus. Die Cholsäure der Rindergalle ist aber eine andere als die der Schweine und die der Gänse ist wieder eine andere; in der Galle des Menschen hat man neben der Cholsäure der Rinder eine vierte Cholsäure aufgefunden.

Ebenso lassen sich die verschieden konsistenten Fette verschiedener Tierarten auf verschiedene chemische Zusammensetzung zurückführen, ebenso weist die ausschliessliche Bildung von Kynurensäure im Organismus des Hundes, das gleichfalls isolierte Vorkommen der Thioschwefelsäure im Organismus des Hundes und der Katze u. dergl. m. auf eine verschiedene chemische Arbeitsleistung in den einzelnen Tierarten hin. Auch die Verschiedenheit des Einflusses äusserer Reagentien deutet auf die Verschiedenheit des Chemismus der Tiere. Ein Huhn verträgt z. B. zehnmal soviel Morphium als der Mensch, ohne in Schlaf zu versinken; eine Ziege verträgt sogar 20 Gramm salzsaures Morphin, ohne zu schlafen; auf gleiches Körpergewicht bezogen, würde man mit derselben Dosis nicht weniger als 1000 Menschen in Schlaf versetzen können. Bei den genannten Tieren findet das genannte Gift nicht den chemischen Angriffspunkt vor, der massgebende Teil des Gehirnes ist chemisch anders beschaffen als beim Menschen. Derselbe Schluss lässt sich auch aus der Wirkung mancher anderen Gifte ziehen.

Die pathogenen Bakterien finden nicht in allen Tieren den geeigneten Nährboden für ihre Entwickelung. Der Leib der für bestimmte Infektionen zugänglichen Tiere „ist chemisch anders beschaffen als der jener Tiere, deren Leib zur Wohnstätte der betreffenden pathogenen Mikroorganismen ungeeignet ist".

Man sieht, es ist erlaubt, jeder Tierart wenigstens in gewissem Umfange besondere Chemismen und was für das Leben am wichtigsten ist besondere Eiweisskörper zuzuschreiben.

Nun entstammt aber bekanntlich alles Eiweiss in letzter Instanz den Pflanzen, das Tier bereitet selbst keins. Aus der Mannigfaltigkeit von pflanzlichen Eiweissarten bereitet das Tier seine eigenen spezifischen Eiweissarten, indem es zunächst durch Verdauung, die grossen Eiweissmolekel in kleinere Stücke zerbricht und dann wieder im Säftestrom des Körpers zu grossen ihm eigentümliche Eiweissmolekülen aufs neue zusammenfügt. Der tierische Organismus verfügt also über Einrichtungen, welche ihn befähigen, neu hinzukommende Substanzen nach dem Muster bereits bestehender umzuwandeln. „Ein Typus beherrscht das Ganze, der chemische Charakter der Art bleibt während des ganzen Lebens unverändert derselbe, wir erzeugen uns fortwährend uns selbst." Vor der Vielheit der Eiweisssubstanzen, deren Annahme zur Erklärung der Verschiedenartigkeit der

Organismenwelt notwendig wird, braucht man nicht zurückzuschrecken; denn „der ausserordentlich komplizierte chemische Bau der Eiweisssubstanzen lässt eine ausserordentliche Vielheit derselben als eine Notwendigkeit erscheinen".

„Aber nicht bloss in der chemischen Struktur der Eiweisskörper an sich liegt die Wurzel ihrer Verschiedenheit, sondern auch in ihrer Thätigkeit, sich mit anderen organischen Substanzen zu eigenartigen chemischen Individuen zu vereinigen. Von solchen in einzelnen Beispielen bereits bekannten Verbindungen kommen zwei Arten in Betracht. Bei der einen Art, den Verbindungen eines Kohlenhydrats von vielleicht immer gleicher Zusammensetzung mit Eiweiss, den Schleimstoffen, wäre die Zahl vielleicht nur gleich der der verbindungsfähigen Eiweisse. Die andere Klasse solcher Eiweissabkömmlinge, der nach dem Zellkern genannten Nukleine und Nukleoalbumine, welche als Bestandteile der Zelle und namentlich des Zellkerns im Leben ... die hervorragendste Rolle spielen, sind Verbindungen von Eiweiss mit Nukleïnsäuren, und von diesen Säuren, deren komplizierten Bau man im Wesen sehr gut kennt, ist eine sehr grosse Anzahl denkbar. Die Zahl der möglichen Nukleïne ist zu bemessen nach der Zahl der (wohlgemerkt Ref.) vielgestaltigen Eiweisskörper und zugleich der Zahl der mannigfachen Nukleïnsäuren, sie können in einer Menge bestehen, welche ihren Ausdruck findet, nicht bloss, wie vielleicht bei den Schleimstoffen in der einfachen Zahl, der in ihnen enthaltenen Eiweissarten, sondern in dem Multiplum der beiderlei Verbindungsbestandteile."

Auf alle Fälle müssen dem Eikeim, aus welchem sich der chemisch eigenartige Organismus entwickelt, eine grössere Anzahl verschiedener chemischer Bestandteile zugewiesen werden; haben diese alle Platz? Bei der chemischen Untersuchung von Mikroben hat man bereits eine ganze Schar chemisch verschiedener Bestandteile nachweisen können; was in den winzigsten der Mikroorganismen möglich ist, muss auch für den viel grösseren Eikeim möglich sein.

Der Vorgang der Vererbung, die Erhaltung der Arteigenschaften in den einzelnen Generationen ist gegeben in der chemischen Eigenart des Individuums sein Leben lang. „Erstreckt sich die Kontinuität der Eigenart vorwärts durch alle Stufen der Entwickelung, so wäre es widersinnig anderes anzunehmen, als dass diese Kontinuität schon im Keime selbst ihren Anfang genommen hat. Und ebenso entlehnt der Keim seine Eigentümlichkeit dem Mutterboden, von dem er sich loslöst. So verknüpft eine ununterbrochene Kette der spezifischen chemischen Eigenschaften Vorfahren und Nachkommen."

Trotz der grossen morphologischen Übereinstimmung in den Zellvorgängen sind also chemische Verschiedenheiten nach dem kompetenten Urteil des Chemikers Huppert so gut wie gewiss. Ob die chemische Eigenartigkeit aber für ein und denselben Organismus während des ganzen Lebens in jeder Beziehung konstant ist, wie Huppert anzunehmen scheint, muss fraglich erscheinen, denn:

Mathews (97) hat gefunden, dass das Chromatin die späteren Zellen nicht mit demjenigen der Spermazellen identisch ist. Das Spermachromatin ist das chemisch am einfachsten gebaute Chromatin, das bis jetzt bekannt geworden ist. Die Chromatine späterer Zellen des Organismus sind komplizierter gebaut. Das Chromatin muss demnach während der Embryonalentwickelung erst höhere Komplikation erhalten. Weismann, so bemerkt Mathews, muss in seiner Keimplasmatheorie das Spermachromatin als das Komplizierteste annehmen, weil es nach ihm die Stammmoleküle aller späteren Kerne mit enthält und weiter, dass das Spermachromatin höherer Tiere komplizierter als das der niederen ist. Beides aber ist nicht der Fall, denn die Komplikation des Chromatins steigert sich auch nicht mit der Höhe der Tierart, das Chromatin der Arbacia-Spermatozoen (Seeigel) ist komplizierter gebaut als das Spermachromatin des Härings. Wenn sich die chemischen Analysen Mathews bestätigen sollten, so wird man annehmen müssen, dass die chemische Komplikation des Keimzellen-Chromatins noch keinen Massstab abgiebt für die nach Ablauf der Embryonalentwickelung erreichbare Organisationshöhe des Chromatins im entwickelten Tiere, sondern dass der „Grad der Steigerung" der Chromatinkomplikation während der Embryonalentwickelung verschiedener Organismen ein ausserordentlich verschiedenartiger, wenn auch für jede Organismenart typischer und ein für ähnliche Organismenarten ähnlicher ist.

Auch Jensen (92) wird durch seine Versuche an den Pseudopodien der Foraminiferen Orbitolites und Amphistegina und ihrer Verschmelzungsfähigkeit zu der Überzeugung geführt, dass eine Veränderung der Weichkörper im Laufe des Wachstums dieser einzelligen Protozoen eintreten müsse, die wohl nur eine „chemische" Veränderung sein könne. Vom Weichkörper künstlich losgetrennte eigene Pseudopodien werden ohne weiteres von ihrem Mutterkörper wieder aufgelesen und aufgenommen, Pseudopodien eines anderen Individuums derselben Art aber nicht; ebensowenig wie losgetrennte Pseudopodien einer fremden Art, sofern letztere nicht im Absterben begriffen sind und dann als Nahrung eingeführt werden. Ganz jugendliche Tiere verschmelzen aber mit ihren Pseudopodien und schliesslich auch unter Umständen mit ihren Weichkörpern dauernd zu-

sammen und bauen dann gemeinsam eine einheitliche Doppelschale[1]) auf. Morphologische Differenzen sind bei den grösseren Tieren, die nur die eigenen Pseudopodien nicht die von einem anderen Individuum stammenden auflesen, nicht nachweisbar; man wird daher an chemische Differenzen denken müssen. Diese chemischen Differenzen fehlen offenbar bei den ganz jugendlichen verschmelzungsfähigen Individuen, oder sind hier wenigstens noch nicht gross genug, um Verschmelzungen zu hindern. Die chemischen Differenzen, die also hier sogar individuelle sind, bleiben offenbar nicht konstant, sondern nehmen mit dem Alter der Tiere zu.

Wenn wir nunmehr die Aufstellungen Hupperts mit den Resultaten von Mathews und Jensen vereinigen, so können wir „cum grano salis" etwa sagen: Die individuelle Eigenart der Organismen kann mit einer gewissen chemischen Eigenart der Individuen in Zusammenhang gebracht werden. Diese chemische Eigenart ist aber keine konstante, sie verändert sich vielmehr mit dem Alter des Tieres. Sie macht offenbar wie das Tier selbst einen Entwickelungsgang durch, der voraussichtlich bei verschiedenen Individuen um so ähnlicher sein wird, je enger die Individuen einander verwandt, und je jünger sie sind.

II. Aggregatzustand des Protoplasmas.

Nachdem bekanntlich schon in früheren Zeiten von Max Schultze, Haeckel, Kühne, Bütschli und v. a. (Litteratur siehe bei Bütschli 92) die flüssige Beschaffenheit des Protoplasmas behauptet, dann aber von anderen Seiten wieder in Frage gestellt worden war, trat Berthold zuerst wieder 1886 mit gewichtigem Nachdruck, indem er eine ganze Reihe von Lebens- und Zustandserscheinungen der pflanzlichen Zelle auf Grund der Flüssigkeitsmechanik zu erklären vermochte, für den flüssigen Zustand des Protoplasmas ein. Er erkennt in dem Zellleib mit seinen Einschlüssen und seinen Organen höchst komplizierte Gemische von mehr oder weniger flüssiger Konsistenz und fasst dementsprechend den Plasmakörper in seiner Gesamtheit als eine mehr oder weniger flüssige bezw. zähflüssige Emulsion auf. Den emulsiven Charakter des Protoplasmas führt Berthold auf Entmischungsvorgänge zurück und schlägt hiermit eine Richtung ein,

---

[1]) Referent, dem das äusserst zahlreiche Orbitolites-Material von Prof Schauinsland zur Verfügung steht, findet Doppelschalen, die auch in späterer Jugend zusammengetreten sind; nie aber alte Schalen miteinander verkoppelt. Zuweilen treten auch drei Schalen unter Verschmelzung zusammen.



welche Bütschli und seine Nachfolger dann weiter verfolgt haben. Eine kritische Geschichtsübersicht über diese Anfänge der neueren Zellmechanik findet man in Bütschli (92, pag. 130, 140 und ff.), hier werden dann auch von physikalischem Standpunkte aus alle diejenigen früheren Theorieen abgewiesen, die der Elementarstruktur des Protoplasmas eine mehr oder weniger festes Gerüstwerk zuerkennen wollten, weil die Anwesenheit eines solchen Gerüstwerks dem Protoplasma im günstigsten Falle nur eine gewisse Plastizität nie aber die leichte Verschiebbarkeit seiner Teilchen zuerteilen könnte, wie sie sich in den bekannten Strömungserscheinungen des Plasmas kund giebt, bei welchen oftmals die Einlagerungen des Protoplasmas in allen Richtungen durcheinander gewälzt werden. Für den flüssigen Zustand des Protoplasmas macht dann Bütschli auch vor allem die kugelige Gestalt der Flüssigkeitsvakuolen und die Verschmelzungsfähigkeit in Berührung gebrachter Vakuolen geltend; beide sind nur denkbar, wenn sowohl der Vakuoleninhalt als das Protoplasma durchaus flüssig sind.

Bei Verworn (97, pag. 97) findet man noch als weiteren Beweis der flüssigen Konsistenz die bekannte und allgemein verbreitete Tropfen- und Kugelbildung von Protoplasmamassen angeführt, die durch Zerquetschen und Ausschneiden der Zellwände aus der Zellmembran herausquellen. Jeder flüssige Körper würde unter gleichen Verhältnissen sich ebenso verhalten, aber kein fester Körper wäre ohne weiteres hierzu im stande. „Aber auch an den fliessenden Protoplasmasträngen der unverletzten Pflanzenzelle kann man solche kugeligen Zusammenballungen beobachten, wenn man z. B. den elektrischen Strom hindurchgehen lässt.“

Rhumbler (96) schliesst, dass für die Bewegung der Sphären mit ihren Strahlungen während der Zellteilung nur ein flüssiger Zustand des Zellleibes in Betracht kommen kann, „denn die Bewegung der Sphären im Zellleib könnte garnicht vor sich gehen, wenn die von den Sphärenbahnen durchschnittenen Zellterritorien nicht auszuweichen vermöchten; ein solches Ausweichen ist nur bei Verschiebbarkeit der einzelnen Teilchen, bei einem flüssigen Aggregatzustand des Zellinhaltes denkbar“ (96, pag. 533).

In einer späteren Arbeit teilt Rhumbler (98a pag. 111) mit, dass er im Innern des Protoplasmaleibes bei Amoeba blattae direkte Wirbelbewegungen beobachtet hat; bei Wirbelbewegungen ist aber jeder andere als der flüssige Aggregatzustand ausgeschlossen.

Keiner der genannten Autoren verkennt im übrigen, dass der Grad der Flüssigkeit des Protoplasmas in verschiedenartigen Zellen ein sehr verschiedenartiger sein kann, wasserflüssig ist er wohl nie, leichtflüssig nicht häufig, in der Regel ist er zähflüssig, meist in hohem Grade zähflüssig. Sein durchschnittliches Verhalten kann wohl am besten mit dem eigen-

tümlichen Aggregratzustand gelatinierter Lösungen verglichen werden, man könnte deshalb direkt von einem „gelatinös flüssigen" Aggregatzustand des Protoplasmas reden.

„Eine gelatinierte Lösung bietet mehrfache Eigentümlichkeiten; ein Mittelding zwischen fest und flüssig, der Grösse der inneren Reibung nach mehr zu den festen Stoffen hinneigend, sowie durch den Besitz einer deutlichen Verschiebungselastizität scharf von strengflüssigem Brei unterschieden, hat sie sich doch viele Eigenschaften der tropfbar flüssigen Lösungen bewahrt."

Diese von Nernst („Theoretische Chemie, 2. Auflage, Stuttgart 1898, pag. 388) gegebene Charakteristik gelatinierter Lösungen passt auch für das Protoplasma, nur dass beim Protoplasma noch mehr die Verschiebbarkeit der einzelnen Teilchen und die darauf basierende Geltung der Oberflächenspannungsgesetze betont werden müsste.

Ebensowenig bestreitet natürlich einer der genannten Autoren die gelegentliche Einlagerung und innere oder äussere Abscheidung fester Körper im Protoplasma.

III. Struktur des flüssigen Protoplasmas. Übergewicht der Oberflächenenergie.

Bütschli war durch seine wohlbekannten umfangreichen Protozoenstudien (80—89) zu der Vorstellung geführt worden, dass dem Protoplasma eine mit den stärksten besten Vergrösserungen eben noch erkennbare „schaumige" Mikrostruktur zukommen müsse, welche er als „Wabenstruktur" bezeichnete. (Durchmesser einer Einzelwabe = 1 μ oder weniger.) Für Schäume gelten in der Physik besondere in grösserem Massstabe zuerst von Plateau festgestellte Gesetze, es war daher geboten, die Eigentümlichkeiten der Protoplasmastrukturen auf die Gültigkeit dieser Gesetze hin zu prüfen. Diese Prüfung führt Bütschli 1892 in folgender Weise durch: Zunächst werden künstlich hergestellte mikroskopische Ölseifenschäume unter den stärksten Vergrösserungen studiert, hieran schliessen sich dann entsprechende Studien an Protoplasmastrukturen lebender und konservierter Zellen, nämlich von sehr verschiedenartigen Protozoen, von Bakterien und verwandten Organismen, von strömendem Plasma pflanzlicher Zellen, von Eizellen, von roten Blutkörperchen der Rana esculenta, von verschiedenen Epithelialzellen, von Peritonealzellen am Darm von Branchiobdella astaci, von Leberzellen des Frosches und des Kaninchens, vom Dünn-Darmepithel des letzteren, von Pigmentzellen des Parenchyms des Pferdeegels, von Kapillaren aus dem Rückenmarke des Kalbes, von

Bindegewebszellen zwischen den Nervenfasern des Ischiadicus der Rana esculenta, und schliesslich von Ganglienzellen und Nervenfasern. In allen diesen Protoplasmakörpern findet Bütschli die Wabenstruktur auf. Im allgemeinen Schlussteil setzt sich Bütschli dann mit den von anderer Seite vertretenen Anschauungen über die Struktur des Protoplasmas kritisch auseinander, was für unser Referat zu weit abliegt, und bringt die aus der Vergleichung der künstlichen Schäume und dem Protoplasma gewonnenen Resultate, von denen folgende für unser Referatengebiet namhaft zu machen sind:

1. Bei künstlichen Schaumwaben können mechanisch immer nur drei Lamellen in einer Kante zusammenstossen. Im mikroskopischen Bild bei Unterbeleuchtung müssen dementsprechend an der Grenze jeder Einzelwabe drei Linien in einem Knotenpunkt zusammenlaufen; das thun sie in der That beim Protoplasma ebenso wie bei künstlichen mikroskopischen Schäumen.

2. Kleine Körperchen, die dem Schaum als Beimengung eingelagert sind, müssen sich mechanisch in den Knoten des Wabenwerkes ansammeln. Das thun sie in künstlichen Schäumen; und das Gleiche zeigt sich im mikroskopischen Bilde des Protoplasmas. (NB. Dies gilt beiderseits nur dann unbedingt, wenn die kleinen Körperchen zur Wandmasse grössere Adhäsion als zur Wabeninhaltsmasse besitzen. Liegen die Verhältnisse umgekehrt, so können die Körperchen in die Wabenräume übertreten. Refer.)

3. Bei einem Schaum stellen die Randwaben ihre an die Oberfläche angrenzenden Schaumwände mechanisch senkrecht zur Oberfläche. Bütschli nennt die auf solche Weise ausgezeichnete oberflächliche Wabenschicht „Alveolarschicht", und weist sie bei verschiedenartigen Plasmakörpern ebenso nach wie bei künstlichen Schäumen.

4. Um kugelige Einlagerungen und um besonders grosse Waben künstlicher Schäume nehmen die Scheidewände der an die Einlagerungen zunächst anstossenden Waben eine radiärstrahlige Stellung ein. Dasselbe Bild hat Bütschli und nach ihm auch andere (z. B. Schaudinn) in kugeligen Einlagerungen anliegenden Plasmateilen nachgewiesen.

5. Wenn künstliche Schäume unter Wirkung von Zugkräften gestellt werden, so nehmen ihre in der Richtung des Zuges verlaufenden Wabenwände eine in der Zugrichtung verlaufende parallele, fibrillärstreifige Anordnung an. Dieselbe Erscheinung zeigen auch unter Zugwirkung stehende Protoplasmamassen.

6. Ist die Zugwirkung eine centrale, so entstehen in künstlichen Schäumen ebenso wie im Protoplasma weitgehende Strahlungen, die nach dem Zugcentrum hin gerichtet sind.

7. Ist es Bütschli möglich gewesen, durch besondere Behandlung künstlicher mikroskopischer Schäume dieselben Bewegungserscheinungen zu erzielen, wie sie für Amöben und andere amöboiden Zellen charakteristisch sind (cf. weiter unten).

8. Vielleicht darf auf ähnliches physikalisches Verhalten auch die von Bütschli gemachte Erfahrung zurückgeführt werden, dass Temperatursteigerung die unter 7. genannten Bewegungen der Schäume bei künstlichen Schäumen ebenso beschleunigt wie bei den lebenden amöboiden Zellen.

Man sieht, wie viel „Protoplasmatisches“ sich thatsächlich durch die Mechanik der Schäume erklären lässt. Bütschli ist der erste, der seine Anschauungen über die Struktur des Protoplasmas nicht bloss auf das bei so starken Vergrösserungen nicht unzweideutige optische Bild des Protoplasmas, sondern auch auf sein physikalisches Verhalten gegründet hat.

Ich selbst habe später (96, pag. 539) für die Wahrscheinlichkeit des Wabenbaues des Protoplasmas noch nachfolgende aprioristische Überlegungen geltend gemacht: 1. Der Wabenbau des Protoplasmas ist derjenige, welcher von mathematisch-physikalischem Standpunkte aus die grösste Oberflächenentwickelung zwischen der Schaumwandsubstanz und der von ihr umschlossenen Wabeninhaltsmasse ermöglicht (Gründe im Original). Für eine innige Wechselwirkung zwischen Hyaloplasma und Enchylema ist der Bau aus kleinsten Waben der ideal beste, der zweckmässigste Zustand für das Protoplasma. 2. Nach der Wabentheorie muss das Protoplasma einen im grossartigsten Massstabe wirksamen osmotischen Apparat darstellen, in dem jede Wabe als osmotische Zelle (im Sinne der Physik) funktioniert. Das Verständnis der Differenzierung der Gewebezellen wird infolgedessen ganz ausserordentlich erleichtert. Der komplizierte morphologische Bau mancher Zellen wird plausibel, wenn man das, was man von dem Aufbau der Organe durch die bauenden Zellen weiss, auf die Zelle selbst in der Weise mit Bedacht überträgt, dass man die Zelle als ein Organ ansieht, das sich mit Hülfe kleinster Zellchen, der Waben nämlich, aufbaut. Jedoch darf man mit diesem Vergleich nicht zu weit gehen, vor allem darf man auf keinen Fall das Wachstum des Protoplasmas mit einer fortgesetzten Teilung der Zellwaben in Verbindung bringen. (Näheres im Original.)

In seinem neuesten Werke wendet sich Bütschli (98) vor allem der Untersuchung der nicht zelligen Bestandteile des Organismus zu, und vergleicht sie mit den Stoffen der anorganischen Natur. Die Gallerte der Qualle Pelagia noctiluca, die Hornachsen der Korallen Antipathes sp. und Gorgonella sarmentosa, die Hornfasern des Schwammes Hircinia

variabilis der Rippenknorpel des Kalbes und der Chitinpanzer des Krebses, der in seinen verschiedenen Schichten sehr wechselnde Strukturbilder aufweist, werden untersucht und allenthalben wird die Wabenstruktur nachgewiesen. Der Untersuchung der genannten Substanzen werden eine ausserordentlich sorgsame Prüfung der für die mikroskopische Betrachtung in Rücksicht zu ziehenden optischen Eigentümlichkeiten von mikroskopischen Schäumen und sehr umfangreiche Untersuchungen anorganischer und pflanzlicher Produkte vorausgeschickt. Es ergiebt sich dabei, dass nicht bloss pflanzliche Produkte, wie Cellulose und Stärke, sondern auch alle zur Prüfung gekommenen anorganischen Körper, darunter sogar krystallinische Substanzen einen unverkennbaren Wabenbau aufweisen. Der Wabenbau der organischen und anorganischen Substanzen ist allerdings nicht immer ein gleichmässiger aus allwärts gleich grossen Alveolen zusammengesetzter. Verschiedene Spannungen verändern die Gestalt der Waben in bestimmter Weise, aneinanderliegende Waben vereinigen sich durch gelegentliches Reissen ihrer Wände oder die Wände kommen bei rascher Erstarrung der Schäume, falls diese globulitischer Herkunft sind, gar nicht erst alle zur Ausbildung. So tritt eine Variation in der definitiven Ausbildung der Einzelwaben ein, durch deren Kombination dann die kompliziertesten Strukturbilder erzeugt werden, wie sie dann das besprochene Werk von den behandelten organischen und anorganischen Substanzen in einem Atlas von über 300 Mikrophotographien vorführt, welche als das Beste bezeichnet werden müssen, was bis jetzt auf photographischem Gebiet bei so starker (bis 3000facher!!) Vergrösserung geleistet worden ist. Hier ist eine denkbar objektive Grundlage für die Beurteilung geschaffen, ob der Wabenbau bloss in Bütschlis Mikroskop oder ob er thatsächlich existiert. Das Studium des Atlasses kann nicht dringend genug empfohlen werden. Er wird der Bütschlischen Theorie mit zum Siege verhelfen.

Vom zellmechanischen Standpunkte aus scheinen mir unter den zahlreichen Versuchen und Untersuchungen noch folgende von besonderem Interesse.

Wird eine dicke Gummilösung auf dem Boden einer Glasschale mit 95 % Alkohol übergossen, so kann man mit der Nadel aus der Gummimasse feine Fäden herausziehen, die bei mikroskopischer Untersuchung ein prächtig längsgereiht-faseriges Wabengerüst erkennen lassen. Bringt man diese Fäden zur Quellung, indem man sie nach kurzer Lagerung in absolutem Alkohol in 50—60 % Alkohol überführt (Wasser kann natürlich wegen der Löslichkeit des Gummis nicht verwendet werden), so ergiebt sich eine starke Verschiedenheit in der Zunahme der Quer- und Längenausdehnung des Fadens. Die Dickenzunahme steigert sich ungefähr auf

das Doppelte, also ca. auf 100 %, die Verlängerung nur auf 10 %. Bringt man aus einer erstarrenden Gelatinemasse herausgezogene und unter sekundärer Dehnung festgewordene Gelatinefäden in nicht zu kaltem Wasser (15—20 ° C.) zur Quellung, so nehmen diese überhaupt nicht mehr wie die vorgenannten Gummifäden an Länge zu, sondern verkürzen sich bis zu 33 %, wobei die Verkürzung im allgemeinen der vorhergegangenen Dehnung proportional ist.

Bütschli hat schon in seinem früheren Buche (92) die Hoffnung ausgesprochen, dass die Wabentheorie die Möglichkeit eines Einblickes in die Mechanik der Muskelkontraktion eröffne; vielleicht können die letztgenannten Quellungsversuche in gleicher Richtung weiterführen.

Die aus einer erstarrenden Gelatinemasse ausgezogenen Fäden nehmen ein kreuzstreifiges Aussehen an. Die Mechanik dieser Erscheinung lässt sich an einem Tüllstückchen, das man etwas in die Länge zieht, demonstrieren und folgt ohne weiteres aus der Geometrie der Wabenlagerung. Die einfache Mechanik der Kreuzstreifung ist deshalb von Wichtigkeit, weil vielfach organische Abscheidungen dieselbe kreuzstreifige Struktur aufweisen, vor allem z. B. die für das pflanzliche Wachstum wichtigen Cellulosemembranen. Auch die Cellulosemembranen besitzen nach Bütschlis Untersuchungen wabigen Bau. Ihr Wachstum muss Zugwirkungen hervorbringen; auch hier scheint also eine allerdings noch nicht weiter benutzte Brücke von der Mechanik eines Vorganges zur Struktur seines Erzeugnisses überzuführen. Man sieht, welche Quellen weiteren Verständnisses organischen Geschehens sich aus der Wabentheorie Bütschlis werden gewinnen lassen. Ähnliches hat keine der anderen Protoplasmatheorien zu leisten vermocht. Von den Spindelbildungen in Gelatineschäumen wird im Kapitel Mechanik der Zellteilung noch die Rede sein.

Hierher auch G. Andrews (97), der die protoplasmatische Grundmasse der Zelle als kontinuierliche, die eingeschlossenen Substanzen als diskontinuierliche bezeichnet. Die kontinuierliche Substanz ist die lebende, und sie ist alveolär konstruiert.

Die Bütschlische Wabentheorie des Protoplasmas, die durch die vergleichenden Untersuchungen an anorganischen Substanzen nunmehr noch eine breitere Basis gewonnen hat, lässt sich an die Anschauungen derjenigen Forscher anschliessen, die, wie Berthold das Protoplasma für eine Emulsion gehalten haben. Die schaumige Struktur (Wabenstruktur) ist eine Emulsionsstruktur, bei welcher die Emulsionströpfchen so dicht aneinandergelagert sind, dass sie sich gegenseitig abplatten und die Grundsubstanz, in welcher sie emulsioniert sind, als Schaumwände zwischen sich nehmen. Durch die gegenseitige Abplattung der Tröpfchen kommt eine

ausserordentliche Vergrösserung der Gesamtsumme der gegenseitigen Berührungsflächen[1]) von Emulsionströpfchen und der Grundsubstanz zustande, und diese Summensteigerung ist um so bedeutender, je kleiner die Emulsionströpfchen sind. In der Regel sind die Waben nach Bütschlis Untersuchungen nicht über 1 μ gross, oft noch kleiner. Bei solcher Kleinheit der Waben muss die Gesamtsumme der Berührungsflächen eine ganz ungemein grosse sein.

Dieser Thatsache entsprechend äussert sich Ostwald (99) in einem Referat über Bütschlis Werk, das er den physikalischen Chemikern als für das Verhalten der Kolloide „überaus aufklärend" empfiehlt, folgendermassen:

„Es sind hiernach wesentlich die Erscheinungen von einer sehr weitgehenden Entwickelung der Oberflächenenergie bedingt. Diese Energieform beteiligt sich an der Beschaffenheit der physikalisch-chemischen Gleichgewichte in ganz derselben Weise, wie die Volum-, die elektrische und die

---

1) In einer gewöhnlichen Emulsion besitzen die emulsionierten Tröpfchen Kugelgestalt, also die Gestalt mit denkbar kleinster Oberfläche; bei der gegenseitigen Abplattung in einer schaumartigen Emulsion werden die Tröpfchen zu Polyedern und die Gesamtoberfläche jedes einzelnen dieser Polyeder ist grösser als die frühere Kugeloberfläche des Tröpfchens, wenn schon jede Einzelfläche der durch die Abplattung entstandenen Polyedern eine Minimalfläche im Sinne Plateaus ist. Unter den verschiedenen Polyederformen, zu welchen die Tröpfchen abgeplattet sind, werden Dodekaeder vorherrschen (Warum cf. Bütschli [92] pag. 17). Nehmen wir an, dass alle Wabenräume aus regelmässigen Pentagondodekaedern beständen, was allerdings nur annähernd zutrifft, so würde jedes Pentagondodekaeder eine ca. 1,1 mal grössere Oberfläche besitzen als die nicht abgeplatteten kugeligen Tröpfchen von gleichem Inhalt in einer gewöhnlichen Emulsion.

Nämlich sei a = die Seite des Pentagondodekaeders, r = der Radius des Kugeltröpfchens von gleichem Inhalt; dann ist Inhalt des Pentagondodekaeders $= \frac{a^3}{4}\left(15 + 7\sqrt{5}\right)$; Inhalt der Kugel $= \frac{4\pi}{3} r^3$ also $r = a\sqrt[3]{\frac{3(15+7\sqrt{5})}{16\pi}} = 1{,}223\,a$. Ferner ist die Oberfläche der Pent. $= 12 \cdot \frac{5a^2}{4} \operatorname{ctg} 36^0 = 20{,}646\, a^2$ und Oberfläche der Kugel $= 4\pi r^2 = 4\pi (1{,}223)^2 a^2 = 18{,}797\, a^2$

$$\text{Demnach: } \frac{\text{Oberfl. von Pent.}}{\text{Oberfl. von Kug.}} = \frac{20{,}6}{18{,}8} = \text{ca. } 1{,}1.$$

Also je 10 kugelige Emulsionströpfchen würden nach ihrer Abplattung zu Schaumwaben jedesmal eine Oberflächeneinheit an Berührungsfläche gewonnen haben (die Oberfläche eines nicht abgeplatteten Kugeltröpfchens als Einheit gesetzt). Bei der enormen Zahl von Waben, die in einer Zelle vorhanden sind, wird diese Steigerung ausserordentlich beträchtlich ausfallen und natürlich um so bedeutender je kleiner die Tröpfchen bezw. die ihnen äquivalente Dodekaeder sind, weil desto mehr auf denselben Rauminhalt kommen, je kleiner sie sind, und weil sich die Oberflächen ähnlicher Körper wie die Quadrate, die Volumina aber wie die Kuben entsprechender Längen verhalten, sodass man die Kanten der Dodekaeder möglichst klein nehmen muss, wenn man den Volumina gegenüber möglichst grosse Oberflächen erzielen will. Ref.

Wärme-Energie. Nur der geringe Betrag, welcher in den gewöhnlich untersuchten makroskopischen Gebilden der Oberflächenenergie im Vergleich mit den anderen vorhandenen Energien zukommt, ermöglicht für gewöhnlich ihre Vernachlässigung; ist aber durch eine grosse Oberflächenentwickelung dieser Betrag erheblich geworden, so treten neue Eigenschaften und Zustandsbedingungen auf, deren Beschaffenheit noch fast ganz unbekannt ist. Doch scheint schon jetzt ein Recht vorzuliegen, die Eigenschaften der Kolloidstoffe als wesentlich durch die Oberflächenenergie bedingt anzusehen."

Mit der von Ostwald betonten Thatsache, dass eine wabige Ausbildung des Protoplasmas die Oberflächenenergie vor anderen Energie-Arten bevorzugen muss, steht in gutem Einklang, dass diejenigen physikalischen Erklärungen von Lebenserscheinungen der Zelle, welche die Oberflächenkräfte ausschliesslich oder wenigstens in ausgiebigstem Masse als Erklärungsmittel verwendet haben, soweit sich bis jetzt beurteilen lässt, weit mehr Erfolg gehabt haben, als diejenigen, welche sonstwie z. B. mit Elektrizität zu erklären suchten.

IV. Elektrizität und Protoplasma.

Die früheren von Velten (1876) wieder aufgenommenen Versuche, die Protoplasmaströmungen auf elektrische Vorgänge zurückzuführen, haben bis jetzt noch nicht zu einem brauchbaren Resultat geführt. Im Gegenteil, die Mitwirkung elektrischer Kräfte bei der Protoplasmabewegung und auch bei der indirekten Zellteilung, wo der Gedanke an elektrische Erscheinungen wegen der Ähnlichkeit der Spindelfigur mit den Eisenfeilspanfiguren im magnetischen Kraftfeld besonders nahe lag, ist mehr als unwahrscheinlich geworden, seitdem Reinke 1882 die Richtung der Protoplasmaströmungen in keiner Weise durch nahe gebrachte elektrische Ströme beeinflussen konnte und auch Roux ([95] Bd. II. pag. 558—572) nicht imstande war, durch Um- und Durchströmung von in Teilung befindlichen Froscheiern mit Wechsel- und Gleichstrom eine richtende Wirkung auf die Teilung des Eies auszuüben. Der elektrische Strom kann zwar Störungen veranlassen dadurch, dass er in verschiedener Weise auf die verschiedenen Bestandteile des Eies einwirkt, er wirkt wie Störungen anderer Art und kann dadurch auch eine Reihe von bestimmten Anomalien in der Furchung und in der Zellbeschaffenheit hervorrufen, aber einen gesetzmässig bestimmten richtenden Einfluss übt er auf die Zellteilungen nicht aus, und das müsste man doch erwarten, wenn elektrische Kräfte bei der Zellteilung in Wirksamkeit wären.

Auch Umberto Rossi (96), der die Eier von Salamandrina perspicillata elektrischen Strömen aussetzte, kam zu dem Resultat, „dass die durch den elektrischen Reiz in der Entwickelung erzeugten Anomalien diesem nicht speziell und ausschliesslich eigen sind, sondern dass der elektrische Strom wirkt wie alle anderen Ursachen, welche die Entwickelung modifizieren und ihr eine von der normalen abweichende Richtung anweisen".

Dass man vermittelst der Elektrizität, ebenso wie mit Temperatur, Stoss, Licht, Chemikalien etc. etc. gewisse Zellen so reizen kann, dass sie sich im Einzelfall in ganz bestimmter Weise dem Reiz gegenüber verhalten, das ist natürlich trotzdem nicht ausgeschlossen und in den Erscheinungen des positiven und negativen Galvanotropismus (vergl. z. B. O. Hertwig, [93], pag. 88—90, Verworn, [97], pag. 460—464) reichlich sicher gestellt. Aber diese Befunde beweisen den früher genannten negativen gegenüber Nichts, ebensowenig wie die Wirkung eines Chemotropikums dafür als Beweis gelten könnte, dass eine dem Chemotropikum identische Substanz innerhalb der chemotropisch reizbaren Zelle in Aktion sein müsste.

J. Loeb und S. Budgett (97) haben gezeigt, dass die Wirkungen des elektrischen Stromes auf das lebende Protoplasma überdies keine direkten zu sein brauchen, sondern dass sie durch die elektrolytische Wirkung der Elektroden zustande kommen können. Die Substanzen, die durch den elektrischen Strom an der Anodenseite des Protoplasmas gebildet werden, haben alkalischen Charakter. Durch einseitigen Zusatz von Alkalien lässt sich ein der Anodenwirkung gleicher Effekt erzielen. Auf die Wirkung der äusseren Elektrolyte führen die Verfasser alle scheinbaren Abweichungen von Pflügers Gesetz zurück.

J. Loeb äussert sich neuerdings: „Der Galvanatropismus ist einstweilen nur ein Laboratoriumsprodukt, das, wie es bis jetzt scheint, in der Natur keine Rolle spielt." (J. Loeb im Arch. f. Entwickelungsmechanik Bd. VIII 1899, pag, 369).

Elektrische Vorgänge, deren Ermöglichung natürlich in der verschiedenen chemischen Arbeit verschiedener Organteile stets gewahrt bleibt (cf. z. B. Verworn [97], pag. 270) scheinen in grösserem Massstabe nur bei der Nervenleitung von den tierischen Organismen benutzt und in hohem Grade ausgebildet worden zu sein. Die elektrische Nervenphysiologie kann hier nicht behandelt werden; sie gehört in ein physiologisches Referat. Nur auf eine Arbeit von physikalischer Seite möge hier aufmerksam gemacht werden, weil sie die elektrischen Reizwirkungen mit Oberflächenwirkungen in Beziehung bringt, nämlich mit Konzentrationssteigerungen an halbdurchlässigen Membranen, und weil sie somit einen weiteren Hin-

weis für die Bedeutung abgeben, welche gerade den Oberflächen bezüglich den Berührungsflächen der Elementareinheiten der organischen Materie bei deren mechanischen Leistungen zukommt.

Nernst (99) entwickelt nämlich im Anschluss an Experimente von v. Zeynek eine Theorie der elektrischen Reizung. Da das organische Gewebe ein Leiter rein elektrolytischer Natur ist, so kann die Reizung desselben bloss durch Jonenverschiebung, d. h. durch Konzentrationsänderung verursacht werden. In einer durchweg homogenen Lösung kann der Strom keine Konzentrationsänderungen erzeugen, weil in jedes Volumenelement in jedem Augenblick ebensoviel Jonen hinein wie hinauswandern. Im organischen Gewebe verhindern aber halbdurchlässige Membranen den Ausgleich durch Diffusion; an diesen Membranen müssen daher Konzentrationsänderungen durch den Strom erzeugt werden, weil der Strom daselbst Salz hintransportiert, dessen weiteren Transport die Membran verhindert. Berechnung ergiebt, was mit Zeyneks Beobachtungen stimmt, dass die Intensität des Wechselstroms, die gerade noch einen Reiz ausübt, mit der Quadratwurzel aus der Schwingungszahl direkt proportional ansteigen muss (weitere Einzelheiten im Original).

V. Die Filarmasse des Protoplasmas.

Wenn aus den erörterten Gründen das nachstehende Referat, sofern es auf die Elementarstruktur des Protoplasmas überhaupt eingehen muss, den Standpunkt der Bütschlischen Wabentheorie als allein physikalisch fruchtbar vertritt, so darf hier doch nicht verschwiegen werden, dass dieser Standpunkt noch keineswegs allgemein anerkannt ist. Die Leser dieser Berichte werden im Gegenteil in den verschiedenen Zellreferaten fast durchweg die Filartheorie Flemmings vertreten finden. Die Anschauung Flemmings, dass das Protoplasma aus feinsten weichen Fädchen („Filarmasse" oder „Mitome") und einer diese Fädchen trennenden wenig stark lichtbrechenden Zwischensubstanz („Interfilarmasse" oder „Paramitom") zusammengesetzt sei, hat aber bis jetzt meines Wissens noch keine direkt physikalische Erklärung von Zellvorgängen aufkommen lassen, und fällt deshalb ausserhalb unseres Referatengebietes, andererseits aber hat der Begründer dieser Theorie, Flemming selbst sich schon dahin geäussert, „dass es in der Interfilarmasse auch bei Tierzellen als typisches Verhalten eine feine Vakuolisierung geben kann, die sich mit dem feineren Teil von Bütschlis Wabenwerken möglicherweise in Deckung bringen lasst" (Ergebnisse Bd. III. 1894 pag. 55).

Für die bis jetzt vorliegenden mechanischen Erklärungen genügt das Verhandensein der von Flemming zugegebenen feinen Vakuolisierung. Wenn die Fäden nur so weich und biegsam sind, dass sie den Strömungs- und Verlagerungsvorgängen des Protoplasmas nicht im Wege stehen, so wird ihre Existenz im Plasma nichts schaden, ja ihre passive Anwesenheit wird vielleicht den Wabenwänden erst den zähflüssigen festen Zusammenhalt verleihen, ohne den die Spannungsdifferenzen, welche die mechanische Erklärung der Zellteilung z. B. erfordert, vielleicht gar nicht zustande kommen könnten (Rhumbler 96, pag. 543).

Den Fäden selbst aber irgendwelche aktive Thätigkeit bei den gesetzmässig verlaufenden Zellvorgängen zuschreiben zu wollen, geht nur dann an, wenn man den Fäden selbst einen bestimmten, gesetzmässigen Verlauf zuschreibt, wie dies M. Heidenhain mit seinem Spannungssystem centrierter Systeme folgerichtig gethan hat. Das hat aber meines Erachtens ausserordentlich viel Bedenken wider sich (cf. Rhumbler [97]). „Lose im Zellleib", „nicht ganz gesetzmässig", sondern mehr oder weniger irregulär verteilte Fäden, wie sie in der Flemmingschen Filarmasse vorliegen, können ebensowenig wie die von anderer Seite vermutete Anwesenheit kleinster Körperchen in einer flüssig verschiebbaren Grundmasse (Granulatheorie Altmanns) gesetzmässig bestimmte Spannungen im Zellleib erzeugen, während solche Spannungen bei einem Schaumgemisch begreiflicherweise sofort eintreten müssen, sobald nur irgendwo und irgendwie in der durch Kohäsion zusammenhängenden Wabenlagerung des Zellleibs etwas geändert wird. Ein Schaumgemisch ist ein bestimmtes mechanisches System, eine flüssige Grundmasse mit Fäden oder Körnchen wäre eine systemlose Zusammenmengung (etwa vergleichbar einer Nudel- oder Graupensuppe [1]). Das spricht zwar nicht gegen die Anwesenheit der Fäden selbst, sondern nur dagegen, dass sie die bei den mechanischen Lebensvorgängen (cfr. Zellteilung) nötigen Spannungen erzeugen. Im übrigen ist bei Beurteilung der Beschaffenheit und Zahl der Fäden stets im Auge zu behalten, dass gerade Fäden sehr leicht bei der Gerinnung kolloider Substanzen künstlich erzeugt werden, und dass wir in dem abgetöteten Protoplasma unserer Schnitte stets ein Gerinnungsprodukt des Protoplasmas, nicht mehr Protoplasma selbst vor uns haben.

---

[1]) Ich bitte diese Ausdrücke nicht für Missachtungen gegen die Forscher ansehen zu wollen, welche die Theorien aufgestellt haben; sie sollen nur an bekannte Stoffgemenge erinnern.

VI. Flüssiger Aggregatzustand des Protoplasmas und Zellstruktur.

Der Haupteinwand, der gegen den flüssigen Aggregatzustand des Protoplasmas schon 1861 von Brücke erhoben worden ist, ist der, dass sich mit den Eigenschaften einer Flüssigkeit eine bestimmte Organisation nicht verbinden liesse, und dass ein flüssiges Plasma die komplizierten physiologischen Leistungen der Zelle nicht erfüllen könne. Die Frage nach dem Aggregatzustande des Plasmas sei im Grunde genommen ebenso absurd wie die Frage nach dem Aggregatzustand einer Qualle (Brücke). Es ist nicht zu verkennen, dass dieser Einwand mehr offene Ohren gefunden hat, als derjenige der Gegenseite, dass sich die Protoplasmaströmungen nicht mit einer festen Struktur irgendwelcher Art vertrügen. Eine Strukturmöglichkeit ist trotz des flüssigen Zustandes des Protoplasmas besonders von Rhumbler [98] pag. 112) betont worden. „Was Flüssigkeit ist, braucht darum nicht ruhelos zu fliessen. Auch in einer Flüssigkeit können nur durch ganz bestimmte innere oder äussere Einwirkungen Umlagerungen erzielt werden, und wenn diese Einwirkungen bei sehr dünnflüssigen auch mit einem relativ geringen Kraftaufwand geleistet werden können — im Wasser z. B. bei geringer lokaler Erwärmung — so erfordert eine so zähe Flüssigkeit, wie das Protoplasma nun einmal allen Beobachtungen zurfolge ist, schon beträchtlich grösseren Kraftaufwand zur Erzielung von Substanzumlagerungen, bei denen die nicht unbeträchtliche innere Reibung des zähflüssigen Aggregatzustandes zu überwinden ist.“ Die Struktur und Funktion der lebenden Zellbestandteile haftet überdies nicht ausschliesslich an dem organischen Substrat des betreffenden Zellteiles selbst, sondern in vielen Fällen nachweisbar mehr noch an dem Ort und den physikalischen und chemischen Einflüssen seiner Umgebung; die an den verschiedenen Zellorten haften bleibenden inneren und äusseren Bedingungen drücken dem Protoplasma der Zellorte stets ein bestimmtes, die „organisierte Struktur“ zum Ausdruck bringendes Gepräge auf, wenn auch die einzelnen Protoplasmateilchen selbst von Ort zu Ort ziehen, wie bei der Amöbenbewegung (cf. weiter unten) und dadurch fortwährend umgeprägt werden müssen. (Rhumbler [98] pag. 110—113.) Diese Anschauungen sind aus der physikalischen Analyse der Lebenserscheinungen der Amöben gewonnen, auf die später mehrfach näher eingegangen werden wird.

VII. Einwirkungen der Schwerkraft.

Eine gewisse Struktur, eine gesetzmässige Materialsortierung, kann bekanntlich schon allein durch die Einwirkung der Schwerkraft

auf die verschiedenen Substanzkategorien des flüssigen Zellinhaltes zustande kommen, wobei ja nur an das Verhalten der telolecithalen Eier erinnert zu werden braucht, bei denen unbestritten und unbestreitbar die Dotterkörperchen durch ihr grösseres spezifisches Gewicht in dem unteren Eiteile angesammelt werden.

Herrick (95) hat gefunden, dass in ähnlicher Weise die Nukleolen in den Kernen der Ovarialzellen des Hummers durch die Schwerkraft an den unteren Kernpol hin orientiert werden; doch steht diese Angabe, wenn auch bis jetzt unangefochten, noch isoliert da.

Die Wirkung der Schwerkraft auf die Leistungen des ganzen Zellorganismus, also nicht ausschliesslich auf die Zellstruktur, ist in den Erscheinungen des positiven und negativen Geotropismus bekannt und weit verbreitet.

Jensen (92) führt die geotropischen Bewegungsvorgänge bei Protozoen auf die hydrostatischen Druckdifferenzen in den verschiedenen Höhen der verschiedenen Wasserschichten zurück. Der höhere Druck wirkt als Reiz und veranlasst die negativ geotropischen Protozoen z. B. Paramaecien, nach den Orten niederen Druckes, d. h. in die oberen Wasserschichten einzuwandern. Diese Auffassung wird dadurch experimentell gestützt, dass in wagrecht liegenden Röhren, wo keine geotropische Ansammlung der Paramaecien stattfinden kann, eine Zusammenscharung dieser Infusorien am centralen Ende der Röhre eintritt, sobald die Röhren centrifugiert werden. Der Druck innerhalb der Röhre wird am peripheren Ende beim Centrifugieren grösser als am centralen Ende, ebenso wie er am Boden einer Wassersäule grösser ist als in den höheren Wasserschichten. Es sind also offenbar die Druckdifferenzen, die auf die Paramaecien wirken. In welcher Weise diese Wirkung aber mechanisch eingeleitet wird und wie sich positiver und negativer Geotropismus nebeneinander vertragen, das ist bis jetzt nicht festgestellt.

Über das Aufsteigen der Radiolarien vergl. unten unter „Vakuolen" Brandt (95).

Loeb (97) giebt einen Erklärungsversuch für die geotropischen Erscheinungen beim Wachstum von Pflanzenzellen in folgender Weise. Die Substanz geotropischer Organe muss dadurch ausgezeichnet sein, dass sie Bestandteile von erheblich verschiedenem spezifischen Gewicht enthält, sodass eine Änderung der Orientierung des Organs gegen den Schwerpunkt der Erde auch zu einer Umlagerung der Elemente der Zellen führt. Derartige Umlagerungen führen direkt oder indirekt dazu, dass auf der einen Seite des Stengels etc. die chemische Reaktionsfläche vergrössert und auf der entgegengesetzten Seite verkleinert wird (Genaueres hierüber ist im

Original nachzusehen). Der Umstand, dass demgemäss viele Zellen seitliche Verschiedenheiten zeigen, kann auch bei dem Heliotropismus etc. Verschiedenheiten bedingen, indem derselbe Lichtstrahl etc. entgegengesetzte Wirkungen auf die Quantität der Energieentwickelung ausübt, je nachdem er die Zelle in der einen oder der entgegengesetzten Richtung durchsetzt.

Trotz der angeführten Thatsachen, dass die Schwerkraft auf die strukturelle Lagerung der Zellsubstanzen in gewissem Grade wirken oder, — augenscheinlich namentlich da, wo durch Heranziehung der Einwirkung der Schwerkraft Vorteile für den Organismus erzielt wurden — auf die Leistungen der Zelle einen merkbaren direkten oder indirekten Einfluss auszuüben vermag, lässt sich doch nicht verkennen, dass Zellstruktur und Zellarbeit im Innern des Organismus[1]) zumeist im grossen und ganzen erstaunlich unabhängig von der Einwirkung der Schwerkraft ihre Funktionen versehen. Selbstverständlich muss die Schwerkraft auf jedes einzelne Teilchen der Zelle ebensogut einwirken, wie auf den ganzen Organismus. Diese Einwirkung der Schwerkraft wird aber im Innern des Organismus offenbar durch geeignete Gegenkräfte in stabiles Gleichgewicht d. h. auf O oder doch annähernd auf O gebracht, so dass Lageveränderungen des Organismus, die ja so leicht durch äussere Gewalten eintreten können, möglichst wenig oder gar keinen Einfluss und deshalb auch möglichst geringe oder gar keine Störungen in der inneren Arbeit des Organismus und seiner einzelnen Zellen zu Wege bringen können. Die fast überall zu Tage tretende Unabhängigkeit der bei einem Zellvorgang, z. B. bei der Zellteilung, in Bewegung eintretenden Protoplasmabestandteile innerhalb der übrigen Zellteile, in welchen sie sich bewegen, bezüglich der Schwerkraft, lassen sich am einfachsten und soweit ich sehen kann sogar einzig dadurch erklären, dass die verschiedenen Konstituenten des Protoplasmas gleiches oder annähernd gleiches spezifisches Gewicht haben, oder dass wenigstens die spezifischen Gewichtsdifferenzen der einzelnen Protoplasmakonstituenten so geringe sind, dass sie gegen die bei den Zellthätigkeiten auftretenden Spannungen und die durch die Kleinheit bedingte Reibungen garnicht in Betracht kommen (Rhumbler [96] pag. 547). Nach dem archimedischen Prinzip wird jede Substanz die in eine andere gleich schwere Substanz eingebettet ist, durch diese Einbettung jeder Einwirkung der Schwere entzogen; die eingebettete Substanz wiegt nur im ganzen (d. h. mit ihrem Einbettungsmedium) mit.

---

[1]) Die Schwerkraft macht sich natürlich ohne weiteres bei der Einwirkung auf den ganzen Organismus geltend. Kein Vogel erhebt sich ohne Leistungen seiner Flügel, die das Gewicht des Vogels zu heben vermögen, in die Luft, kein Tier bewegt sich ohne Werkzeuge, die seine Schwere tragen.



Gewichtssortierungen spielen also bei der Zellstruktur nur eine ausnahmsweise, bei der Protoplasmastruktur aber überhaupt keine wahrnehmbare Rolle.

Schon bei den sogenannten centrolecithalen Eiern kann die Dottergruppierung keine Gewichtsgruppierung mehr sein. Die Eier zeigen hier eine dotterfreie Randschicht, indem der Dotter in den centralen Partieen des Eies aufgestapelt ist. Die physikalische Analyse des Aufbaues solcher Eier wird voraussichtlich eine ganz ähnliche sein müssen, wie diejenige des Zustandekommens der ektoplasmatischen Randschicht bei Amöben, über die sogleich referiert werden soll.

Wo, wie in den Amphibieneiern, die Schwerkraft materialsortierend einwirkt, da werden natürlich auch Störungen der Schwerkraft, durch Drehung der Eier im Klinostaten, durch Centrifugieren derselben, durch Befestigung in anormalen Zwangslagen auf die Weiterentwickelung der Eier nicht ohne tiefgreifenden Einfluss sein können. Die diesbezüglichen Untersuchungen von 1. Roux (83), 2. O. Hertwig (84 und 99) und 3. Pflüger (84) gehören in das Referatengebiet der Entwickelungsmechanik.

VIII. Einfluss des äusseren Mediums auf die Zelloberfläche. Amöbenbewegung.

Schon Bütschli, Engelmann, Gruber, Israel, Pénard, Pfeffer, F. E. Schultze waren zu der mehr oder weniger sicheren Überzeugung gekommen, dass das „Ektoplasma der Amöben keine dauernd selbständig strukturierte Organoidschicht des Amöbenkörpers" darstelle, sondern dass es als ein vorübergehendes Differenzierungsprodukt des Amöbenprotoplasmas unter dem Einfluss des äusseren Mediums entstanden zu denken sei.

Rhumbler (98a), der selbst verschiedene Amöbenarten im Leben beobachtet, kommt durch mechanische Überlegungen zu dem mit den angeführten Beobachtungen übereinstimmendem Resultat, dass ein Vorwärtskriechen der Amöben unter den beobachteten charakteristischen Strömungserscheinungen im Innern der Amöbe überhaupt ganz undenkbar wäre, wenn das Ektoplasma als ein bleibender Schlauch (kontraktiler Natur etwa) den Amöbenkörper umschlösse. Er stellt vielmehr sicher, dass während des Aussendens der Pseudopodien fortwährend Protoplasma aus dem Innern der Amöbe auf deren Oberfläche tritt, und hier unter dem Einfluss des äusseren Mediums verdichtet wird. Diese verdichtende Einwirkung des äusseren Mediums ist schon von Wallich erkannt und dann namentlich

von Gruber auf das Bestimmteste behauptet und nachgewiesen worden (Gruber [86]). Die verdichtete Oberfläche drängt durch diese Verdichtung die kleinen Körperchen aus sich heraus, die es bei seinem Aufenthalt im Innenkörper der Amöbe enthielt, in das Innere zurück, sodass diese Körperchen nicht mit an die Oberfläche des Pseudopodiums herantreten, sondern im Amöbeninnern verharren, und die Amöbe aus zwei Körperschichten zusammengesetzt erscheint, einer äusseren, körnchenlosen, zäheren, welche als „Ektoplasma" bezeichnet wird, und einer inneren, dünnflüssigeren, körnchenhaltigen, die man „Entoplasma" nennt. „Das Ektoplasma ist also ein Umwandlungsprodukt des Entoplasmas, entstanden durch die die Oberfläche verdichtende Einwirkung des äusseren Wassers und die dadurch bedingte Zurückweisung der körnigen Einlagerungen."

Die mechanische Wirkung der Protoplasmaverdichtung an der Oberfläche, das Zurückstossen der Entoplasmakörnchen aus dem Ektoplasma hat Rhumbler zuerst (98a) behandelt. Wenn das äussere Medium eine Verdichtung der Protoplasmaoberfläche zu Wege bringt, so müssen die Substanzteilchen des Ektoplasmas desto näher und fester aneinander liegen bez. von ihrer Kohäsion aneinander gepresst werden, je näher sie an der freien Oberfläche gelagert sind, denn desto mehr werden sie dem Verdichtungseinflusse des Aussenmediums ausgesetzt sein. Es entsteht somit ein Verdichtungsgefälle im Protoplasma, welches von der Oberfläche nach dem Innern der Amöbe gerichtet ist. Dieses Verdichtungsgefälle muss auf alle Einlagerungen des Protoplasmas, also auf Alles, was nicht selbst als Protoplasma verdichtet wird, wie ein Druckgefälle wirken. Das Druckgefälle aber stösst alle Einlagerungen[1]) von der Amöbenoberfläche in das Innere, d. h. in das Entoplasma zurück. Diese Mechanik wird dann auch durch künstliche Experimente an Dotterkörperchen des Hühnereies näher demonstriert. Man kann durch einseitigen Druck auf das Deckgläschen die Dotterkörperchen im Hühnereigelb langsam nach dem Deckglasrande hinpressen. Dabei geraten dann die Substanzen der fortgepressten Dotterkörperchen in Strömungen, bei welchen fortwährend Dottersubstanzmassen aus dem Inneren der Dotterkörperchen auf deren Oberfläche und umgekehrt von der Oberfläche an

[1]) Wohlgemerkt Verdichtungsgefälle, nicht etwa Konzentrationsgefälle einer gelösten Substanz, bei der man ja auch von einem Druckgefälle (in osmotischem Sinne) spricht, die aber gerade in umgekehrtem Sinne (nämlich anziehend) auf ihr Lösungsmittel wirkt. Ein derartiges Verdichtungsgefälle scheint nur innerhalb einer Kolloidsubstanz denkbar und dauert nur so lange an, als die verdichtende Einwirkung andauert. Die Verdichtung selbst kann darauf beruhen, dass Flüssigkeit aus dem Kolloid ausgezogen wird oder dass neue Substanzen in es eintreten, welche (jedenfalls unter chemischer Umwandlung) seine Kohäsion vergrössern oder dass Gerinnung eintritt oder schliesslich, dass durch Temperaturerniedrigung eine Kohäsionssteigerung des Kolloids herbeigeführt wird. Letzterer Fall für die organische Substanz kaum anwendbar.

anderer Stelle wieder in das Innere treten müssen, ohne dass jemals, das ist hier das Wichtige, die im Innern der Dotterkörperchen gelagerten und von den Substanzverlagerungen unter Strömungserscheinungen mitgeführten Fetttröpfchen in die Oberfläche selbst mitgerissen würden. Obgleich es also auch bei diesen künstlichen Fortbewegungen der Dotterkörperchen keine a priori in fester Struktur präexistierende, fetttröpfchenfreie Randschicht giebt, wird eine solche dem Ektoplasma der Amöben vergleichbare, körnchenlose Oberflächenschicht den Strömungen auch hier zum Trotze jeden Augenblick hervorgebracht und erhalten dadurch, dass die Oberfläche keine Fetttröpfchen in sich hineintreten lässt, sondern von sich zurückstösst. In den Dotterkörperchen ist es offenbar die gewöhnliche für die zähflüssige Dottersubstunz geltende Oberflächenspannung, welche in bekannter Weise die Moleküle der Oberfläche stärker zusammenpresst als die tiefer gelagerten Moleküle, und dadurch das Druckgefälle von der Oberfläche nach dem Innern erzeugt, und aus ihm die Fetttröpfchen wegdrängt. Bei den Amöben treten aber unbedingt zu der gewöhnlichen Oberflächenspannung noch die vorher namhaft gemachten verdichtenden Einwirkungen des äusseren Mediums hinzu, was an dem Mechanismus natürlich gar nichts ändert und nur seinen Effekt erhöht.

In einem späteren Aufsatze (99) hat Rhumbler dann diese mechanischen Erörterungen auch auf solche Protoplasmazusammenhäufungen und Einlagerungszurückstossungen ausgedehnt, welche zu gewissen Zeiten, z. B. während der Zellteilung (Astrosphäre), innerhalb des Zellleibes entstehen (vergl. pag. 611 hier).

Wenn, wie erwähnt, bei dem Ausrecken der Pseudopodien an deren Oberfläche aus dem Inneren der Amöbe aufsteigendes Protoplasma zu Ektoplasma verdichtet wird, so muss natürlich auch andererseits Ektoplasma wieder in das Amöbeninnere verlagert und hier wieder unter Verflüssigung und Körnchenaufnahme zu Entoplasma umgewandelt werden, denn sonst hätte ein andauerndes Vorwärtsfliessen der Amöbe eine ständige Zunahme der zähflüssigen Ektoplasmaschicht zur Folge, und eine lange Zeit umhergekrochene Amöbe müsste schliesslich fast ganz aus Ektoplasma bestehen; das ist aber nicht im mindesten der Fall; die Quantitäten des Ektoplasmas und Entoplasmas sind auch bei andauernden Bewegungen keinen irgendwie auffälligen Schwankungen unterworfen. Dieser notwendige Ektoplasma-Entoplasma-Umwandlungsprozess ist denn auch bei manchen Amöben mit Leichtigkeit zu beobachten, und ist auch schon von anderen Forschern, u. a. z. B. von Pénard (90) gesehen worden; er spielt sich immer hinterwärts von dem vordringenden Pseudopodienende ab, kann aber bei verschiedenen Amöben in seinen Details einigermassen verschieden verlaufen (cf. Rhumbler, [98a], pag. 150—158). Im allgemeinen ist er darauf zurück-

zuführen, dass durch die Aufhäufung neuen Ektoplasmas auf der Oberfläche die unteren Schichten des Ektoplasmas dem Einfluss des äusseren Mediums und dadurch der Verdichtung wieder entzogen werden. „Ektoplasma, welches in die tieferen Schichten des Amöbenkörpers verlagert und dadurch dem verdichtenden Einfluss des äusseren Mediums entzogen wird, verliert seinen zähflüssigen Charakter und mischt sich mit dem Entoplasma und seinen Körnchen, auf diese Weise selbst zu einem Bestandteil des Entoplasmas werdend (98, pag. 157).“

Diese Erfahrung gilt nicht nur für die Amöbenbewegung, sondern sie wird auch durch die Nahrungsaufnahme der Amöben, namentlich solcher Amöben bestätigt, die ein sehr zähflüssiges, gallertiges Ektoplasma, wie Amoeba verrucosa Ehrbg., besitzen; bei diesen Tieren werden die Nahrungskörper mit einer deutlich erkennbaren Ektoplasmahülle während ihrer Aufnahme umschlossen und mit der Hülle ins Entoplasma verlagert. Hier schwindet aber die verdichtete Hülle allmählich und ist dann nicht mehr von dem übrigen Entoplasma zu unterscheiden (98a pag. 208).

Während der Ento-Ektoplasmaprozess eine ektoplasmatische Oberflächenvergrösserung der Amöbe ermöglicht, bewirkt umgekehrt der Ekto-Entoplasmaprozess eine ektoplasmatische Oberflächenverkleinerung. Auf Grund dieser Vergrösserungen und Verkleinerungen der Oberfläche kommt die Fortbewegung der Amöbe zustande.

Irgendwo an der Amöbenoberfläche tritt durch innere Vorgänge oder durch äussere Einwirkungen (z. B. von Chemotropika) eine lokalbeschränkte Herabminderung der Spannung der Oberfläche ein. Unter dem stärkeren Druck, welchen naturgemäss das übrige in seiner Spannung nicht erniedrigte Ektoplasma auf das Innere der Amöbe ausüben muss, fliesst die Körpermasse nach der Stelle der Spannungserniedrigung hin und wölbt sie zu einem Pseudopodium vor, auf der Spitze des Pseudopodiums neues Ektoplasma erzeugend. Durch das Fortfliessen der Innenmasse muss notwendig das stärker drückende, weil länger dem verdichtenden Einfluss des äusseren Mediums ausgesetzte Ektoplasma sich zu dickerer Schicht zusammenhäufen[1]), denn es hat jetzt für sich allein weniger Substanz einzuhüllen als vorher, weil jetzt die neu erzeugte Oberfläche des vorgeflossenen Pseudopodiums die Innenmasse mit einhüllen hilft. Durch die Verdickung der hinterwärtigen Ektoplasmaschicht werden die unteren Schichten dieses älteren Ektoplasmas dem Einfluss des äusseren Mediums entzogen und dadurch zu Entoplasma umgewandelt[2]). Während also an den vorwärtigen Teilen

[1]) Etwa wie eine Gummimembran, die bei ihrer Kontraktion dicker wird.

[2]) Zusatz beim Referieren: Wenn die Herabminderung der Oberflächenspannung am vorwärts gerichteten Ende der Amöbe sehr gross ist und wenn sich dabei der Umwandlungsprozess von Ektoplasma in Entoplasma nicht am Hinterende der Amöbe selbst, sondern vor demselben (wenn auch hinterwärts vom Pseudopodium bezw. hinterwärts vom Vorderrand der kriechenden Amöbe) vollzieht, so wird die im hintersten Ende der Amöbe ge-



einer vorwärts kriechenden Amöbe neue Oberfläche erzeugt wird, wird hinterwärts alte Oberfläche einkassiert, und alles was zwischen der alten und der neuen Oberfläche an Leibesinhalt der Amöbe gelegen ist, wird nach Seite der neuen Oberfläche hin fortgedrückt; unter solchen Umständen muss die Amöbe selbst nach vorwärts kommen [1]), vorausgesetzt, dass ihre Reibung auf dem Untergrunde gross genug ist.

Die nötige Reibung wird durch die Absonderung einer früher schon von Hofer und Verworn aufgefundenen klebrigen Substanz vermittelt. Es handelt sich um eine klebrige Substanz, die z. B. nach Berührung der Amöbenoberfläche mit einer Glasnadel an dieser hängen bleibt, und sich dann zu (namentlich bei den Testaceen) erstaunlich langen Fäden ausziehen lässt; diese Substanz ist wohl momentan verändertes Protoplasma, und wird beim Vorwärtskriechen am Vorderende der Amöbe abgeschieden, zersetzt sich aber bald und verliert damit ihre Haltekraft. So klebt sich während des Vorwärtskriechens die Amöbe mit ihrem Vorderende an ihre Unterlage mehr oder weniger (manchmal nur sehr lose) fest, während ihr Hinterende sich von der zersetzten Substanz von selber ablöst. (Le Dantec (95) glaubte das Festhaften der Amöben auf dem Untergrund auf molekulare Adhäsionskräfte zurückführen zu dürfen. Im Grunde genommen ist zwischen dieser Anschauung und der vorgetragenen kein grosser Unterschied. Wenn das Protoplasma auf der Unterfläche haftet, dann klebt es eben.

An verschiedenen Stellen der Amöbenoberfläche können gleichzeitig durch innere und äussere Einwirkungen sehr verschiedene Erniedrigungen und auch Erhöhungen der Spannung der Oberfläche eintreten, sodass die ektoplasmatische Oberfläche der Amöbe wie ein Gummisack [2]) mit flüssigem, dem Entoplasma gleichzusetzenden Inhalt aus- und eingezogen werden kann. Hierbei wird das Entoplasma hin und her geschoben, und es entstehen Strömungen sehr verschiedener Art, die alle dadurch ausgezeichnet

---

legene Leibesmasse geradezu nach vornen gesaugt werden und das stark verdichtete Ektoplasma legt sich dann in Falten, auf diese Weise die bekannte Schopfbildung einiger Amöben (cf. Bütschli [92], pag. 201—202) erzeugend. Die Falten verschmelzen dann und werden zu Kämmen, die in das Amöbeninnere vorspringen. Die ins Innere vorragenden Kämme werden dann, da sie dem Einfluss des äusseren Mediums entzogen sind, zu Entoplasma verflüssigt. Das wesentliche bleibt auch hier, Einkassierung von Oberflächenektoplasma am Hinterende.

1) Sie verhält sich beispielsweise wie ein imaginäres Haus, das vornen fortwährend neu aufgebaut, hinten aber gleichzeitig immer abgerissen wird, während aller Hausrat unausgesetzt aus dem in Abbruch befindlichen Hinterteil in den vorderen Neubau geschafft wird.

2) Abgesehen davon, dass es sich nicht wie bei einer Gummihaut um eine persistente Hülle, sondern um eine solche mit stets ausgewechselten Teilchen handelt.

sind, dass strömende Substanzen an temporär ruhenden vorbeitreiben; jedes Gemisch aus einer mehr und einer weniger flüssigen Substanz verhält sich unter schwankenden Druckverhältnissen ebenso. Über die verschiedenen Strömungsarten bei Amöben geben pag. 118—123 Auskunft. Kerne, pulsierende Vakuolen und Nahrungskörper können gelegentlich an unbewegtem Ektoplasma oder einer ruhenden Entoplasmainsel hängen bleiben, ohne dass eine als besonderes Organ fungierende Stütze vorhanden ist; aus dem Ektoplasma werden die genannten Körper natürlich durch denselben Verdichtungsdruck ferngehalten, der auch den Entoplasmakörnchen verbietet, in das verdichtete Ektoplasma überzutreten.

Bei Amöben mit gallertig-hautartigem Ektoplasma wie Amoeba verrucosa wird durch lokale Verflüssigungen der Haut, eine Herabminderung der Spannkraft der Haut durch ähnliche äussere und innere Einflüsse herbeigeführt, wie bei den nicht häutigen Amöben. Bei den häutigen Amöben kommt gelegentlich auch eine rollende Lokomotion vor, welche durch fortgesetzte gleichsinnige Schwerpunktsverlagerungen des Amöbenkörpers in der Weise hervorgebracht wird, dass nicht auf dem Untergrund liegende Pseudopodien frei in das umgebende Medium ausgereckt werden und dann durch Aufnahme einer ausreichenden Menge von Körpersubstanz auf den Boden herabsinken.

Der Versuch die Amöbenbewegung auf die für Flüssigkeiten geltenden Oberflächenspannungsgesetze zurückzuführen ist bekanntlich nicht neu.

Berthold, Bütschli, Gad, O. Lehmann, Quincke, Verworn u. a. haben bereits die Ausstreckung der Pseudopodien auf lokale Herabminderungen der Oberflächenspannung zurückgeführt, nur darüber sind die genannten Forscher verschiedener Meinung, wie die Herabminderung der Oberflächenspannung zu Wege kommt. Berthold (86) glaubte das Pseudopodienspiel der Amöben durch lokale Adhäsionsänderungen der Amoebenoberfläche zu dem festen Untergrund, auf welchem sich die Amöbe hinbewege, erklären zu können; da, wo die Adhäsion zum Untergrund sich steigert, muss eine Vorwölbung des Amöbenkörpers, d. h. ein Pseudopodium auftreten. Da es aber Amöben giebt, die ihre Pseudopodien frei in das umgebende Wasser hineinrecken, so nahm Berthold für solche Fälle an, dass diese durch lokale Kontraktionen in den hinterwärtigen Protoplasmapartien zu stande kämen; „also für die Erklärung der Amöbenbewegung zwei ganz verschiedene Ursachen“ (Bütschli [92], pag. 191).

Quincke und Bütschli sehen in lokalen Ausbreitungsströmungen die Ursache der Oberflächenspannungserniedrigung auf der Amöbenoberfläche. Eine Substanz, die sich nach den hauptsächlich (88c) von Quincke (physikalisch) entwickelten Gesetzen auf der Oberfläche ausbreitet, vermindert

die Oberflächenspannung und wird somit zur Urheberin der Pseudopodien und der damit entstehenden Protoplasmaströmungen. Während aber Quincke den ganzen Protoplasmakörper von einer zusammenhängenden unsichtbaren eventuell nur 0,0001 mm dicken Ölschicht umkleidet sein lässt, an deren Innenfläche sich Eiweissseife ausbreitet, die dann in die umgebende Flüssigkeit diffundiert und dabei die Oberflächenspannung herabmindert, lässt Bütschli durch Platzen einiger oberflächlichen Waben Enchylema, das eiweissseifenartige Verbindungen gelöst enthalten muss, auf die freie Oberfläche des Plasmakörpers treten, hier eine lokale Verminderung der Oberflächenspannung bewirken, und somit ein Ausbreitungscentrum nebst Vorwärtsbewegung in Gang setzen. Bütschli brachte dann bekanntlich seine Lehre von der Schaumstruktur des Protoplasmas mit dieser Erklärung dadurch in mechanische Zusammenstimmung, dass er mikroskopische Ölschäume[1]), in denen sich Seife bildete, kombinierte, die durch Aufsteigen von Seife an die Oberfläche sechs Tage lang in amöbengleichen Bewegungen und Strömungen herumzukriechen vermochten.

Rhumbler geht absichtlich in seiner Arbeit, die sich auf die physikalische Analyse der beobachteten Vorgänge beschränken soll, auf die chemischen Vorgänge nicht ein. Die physikalische Betrachtung lässt volle Freiheit über die chemische Natur der Vorgänge und ihm scheint es kaum fraglich, dass chemisch sehr verschiedene Stoffe zu verschiedener Zeit auf die Amöbenoberfläche treten und dort wirken. Man denke nur an die auch oben erwähnte Abscheidung der klebrigen fadenziehenden Substanz, die weder Öl (Öl lässt sich in Wasser nicht zu langen Fäden ausziehen) noch Eiweissseife (letztere müsste sich lösen) sein kann und die doch unbedingt zur Zeit ihrer Abscheidung die Oberflächenspannung beherrschen muss.

Mehr als die andern Autoren, deren Theorien dieselbe Notwendigkeit enthalten, betont Rhumbler die seiner Ansicht nach morphologisch sehr wichtige Thatsache, dass das Ektoplasma keine dauernde Strukturschicht des Amöbenkörpers darstellen kann, sondern am Vorderende fortwährend auf genannte Weise neu erzeugt, gegen das Hinterende hin aber in das Innere gezogen und dem Entoplasma wieder beigemengt werden muss.

Ohne diesen Verwandlungsgang des Ektoplasmas wäre ein Vorwärtskommen der Amöbe absolut ausgeschlossen, die lokale Erniedrigung der Spannung der Oberfläche könnte nur eine Veränderung der Form, nicht aber Fortbewegung der Amöbe veranlassen. Die Oberflächenspannung der Amöben ist nicht die gewöhnliche Oberflächenspannung homogener Flüssig-

[1]) Möglichst eingedicktes Olivenöl wurde mit fein verriebener Pottasche innig vermengt und dann in kleinsten Tröpfchen in Wasser eingetragen (Genaueres im Original).

keiten, sondern sie ist bei den Amöben durch die Verdichtung der Oberfläche (Ektoplasma) nicht unbeträchtlich erhöht.

Wie Ref. nachträglich hinzufügen muss, hat bereits F. E. Schulze bei Pelomyxa palustris R. Greef in ganz ähnlicher Weise beobachtet und erklärt (75 pag. 348). Seine Figur 8, in welcher die Strömungen durch kleine Pfeile eingetragen sind, giebt eine treffliche Anschauung von der Umprägungsbewegung, welche das Ektoplasma bei seiner Verlagerung in das Entoplasma und seiner Wiederverlagerung auf die Oberfläche durchmacht. Wo Schulze jedoch von Kontraktionen der Rindenschicht spricht, ist bei Rhumbler Verdichtungsdruck der Oberfläche zu setzen.

In gleicher Weise sind auch die früheren Beobachtungen und Erklärungen Bütschlis ([75], pag. 274, Taf. 15, Fig. 26a) über die Bewegung von Amoeba blattae, ohne weiteres ein Beweis der Umprägungsbewegungen, wenn man an Stelle des Ausdruckes „Schleimfäden" in die Länge gezogene Wabenreihen einsetzt, eine Substitution der Bütschli sicher zustimmen muss und wird.

Auch O. Israel ist durch Beobachtungen an Pelomyxa zu dem Ergebnis geführt worden (95, pag. 233), „dass unter dem Einfluss der molekularen Attraktionsvorgänge ein Zusammenschliessen der hyalinen Teile (Ektoplasma Ref.) und dadurch ein Zurückbleiben der fein- und grobkörnigen Massen erfolgt. Hierdurch sondern sich hyaline, streifige und feinkörnige von den grobkörnigen allein Kerne, Glanzkörper und grössere Vakuolen enthaltenden Teilen, indem die gröberen Bestandteile gewissermassen herausgepresst werden, und die innere leichter fliessende mehr passiv bewegliche Masse bilden, im Gegensatz zu den gewöhnlich peripherisch in grösseren Gebieten angesammelten aktiveren, unter Umständen streifigen Teilen."

Die demnach von mehreren Seiten erwiesene und unbestreitbare Thatsache, dass sich irgendwo am hinterwärtigen Teil der Amöbe Ektoplasma in das Amöben-Innere versenkt, um sich dem Entoplasma beizumengen, und dann eventuell wieder unter Verdichtung als Ektoplasma auf die Oberfläche zu treten, hat nach Ansicht des Referenten der Kontraktionstheorie Verworns eine neue thatsächliche Basis verliehen.

Verworn ([97], pag. 569—571) fasst das Problem der Amöbenbewegung in die beiden Fragen zusammen, aus welchen Ursachen eine Verminderung der Oberflächenspannung (Ausstreckung der Pseudopodien) und andererseits wieder eine Erhöhung der Oberflächenspannung (Einziehung der Pseudopodien und Streben nach Kugelform) zustande kommt.

„Es liegt auf der Hand, dass es die chemische Affinität gewisser Theile des Protoplasmas zum Sauerstoff sein muss, welche die Oberflächen-

spannung an bestimmten Stellen herabsetzt und so zur Pseudopodienbildung führt. Bei einseitiger Einwirkung des Sauerstoffs muss dieses Prinzip zur positiven Chemotaxis führen, wie sie auch thatsächlich durch Stahl (Bot. Zeitung 1884, pag. 435) bei nackten Protoplasmamassen nachgewiesen worden ist" (Verworn [97] pag. 569). Durch die Einfügung des Sauerstoffs erreichen die Biogenmoleküle den Höhepunkt ihrer labilen Konstitution, sie zerfallen in gewissem Grade schon spontan, in höherem Masse aber bei Einwirkung dissimilatorisch erregender Reize. „Mit ihrem Zerfall würde die Oberflächenspannung wieder grösser, und so müsste das gereizte Protoplasma in centripetaler Richtung wieder zurückfliessen." „Nach ihrer Rückkehr zum centralen Zellkörper hätten die Biogenmoleküle Gelegenheit, sich mit Hülfe der vom Protoplasma und Zellkern produzierten Stoffe, die zum intakten Leben der Zelle unumgänglich notwendig sind, wieder zu regenerieren, um dann nach Einführung des Sauerstoffs ihren Weg von neuem zu beginnen."

Bei der ersten Begründung seiner Theorie hatte Verworn (92) auch besondere Kräfte herangezogen, die, wie Schenk mit Recht namhaft gemacht hat, das Geforderte nicht leisten können. Der Kern produziere gewisse Stoffe, die „Kernstoffe", zu welchen die an der Oberfläche (durch den Sauerstoff) zum Zerfall gebrachten Biogenmoleküle chemische Affinität besässen, und mit welchen sich daher die zerfallenen Biogenmoleküle zu vereinigen strebten. Damit die Verbindung erfolgen kann, bewegen sich die Protoplasmateilchen nach erfolgter Erregung auf die um den Kern gelagerten Kernstoffe zu, also in den Zellleib hinein, und bringen damit die Rückziehung des Pseudopodiums zu Stande. Nachdem sie sich dann mit Kernstoff beladen haben, sollen die Protoplasmateilchen wieder Affinität zum Sauerstoff der Umgebung besitzen und deshalb wieder zur Oberfläche steigen, wo sie durch die Einwirkung des Sauerstoffs dann wieder die Oberflächenspannung herabmindernd zersetzt würden.

Hiergegen wendete Schenk ([97] pag. 269 u. [99] pag. 56) mit voller Berechtigung ein: „Die chemische Affinität, welche Verworn als Ursache der Bewegung der Protoplasmateilchen einmal zum Kern hin, das andere Mal nach aussen hin annimmt, übt bekanntlich keine solche Fernwirkung[1]) aus, dass sie in dieser Art direkt Massen in Bewegung setzen kann. Überdies müsste ja, falls wirklich eine solche Fernwirkung bestände, bei der Expansion viel eher der leicht bewegliche Sauerstoff in die Zelle hinein,

[1]) Selbst wenn die chemischen Anziehungskräfte als Zugkräfte in mechanischem Sinne aufgefasst werden dürfen — was die Chemiker vielfach leugnen — so können sie doch nur dann bewegend auf die Atome wirken, wenn die Atome einander fast bis zur Berührung genähert sind (Schenk [97], pag. 269).

als die Protoplasmateile von dem Sauerstoff aus der Zelle herausgezogen werden."

Es geht auch nicht an, die postulierte Wanderung der Biogenmoleküle auf chemotropische Erscheinungen zurückzuführen, wie Rhumbler hervorgehoben hat ([98b] pag. 158), denn Chemotropismus giebt es für einzelne Moleküle nicht. Die hin- und herwandernden Plasmateilchen müssten mindestens wieder wie kleinste Amöben beschaffen sein; und sollten diese dann wieder ihre Bewegung durch noch kleinere innere Amöbchen und sofort in infinitum verrichten?

Was die Verwornsche Hypothese von den Ektoplasmateilchen einzeln verlangt, wird thatsächlich von dem gesamten Ektoplasma in Gestalt zusammenhängender Umlagerungen desselben ausgeführt.

Die Verwornsche Hypothese wird dahin zu ändern sein, dass nicht chemische Affinitäten, sondern der oben (pag. 570) aus den Druckdifferenzen abgeleitete Mechanismus die zersetzten Moleküle der Oberfläche nach dem Amöben-Innern zurücktreibt, wo sie mit Kernstoffen neu geladen werden.

Eine noch spezieller modifizierte Vorstellung über das Zustandekommen der Druckdifferenzen lässt sich vielleicht aus neuerdings von Loeb vertretenen Anschauungen gewinnen, die wir deshalb hier anfügen, obgleich die betreffende Arbeit nicht über Amöbenbewegung, sondern die Frage behandelt: „Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert?"

Loeb (99b) führt die bekannte Erscheinung, dass kernlose Zellbruchstücke nicht regenerieren, darauf zurück, dass die bei der Regeneration notwendige Synthese nur unter Sauerstoffzufuhr vor sich gehen kann, und dass der Kern für das Zustandekommen der Oxydationsvorgänge notwendig sei. Spitzer hat nämlich festgestellt, dass die in Gewebsextrakten enthaltenen Substanzen, welche die Sauerstoffübertragung begünstigen (Oxydationsfermente), zur Gruppe der Nukleoproteïde gehören. Die Nukleoproteïde sind typische Kernstoffe. Alle diese Nukleoproteïde enthielten Eisen.

Wir wissen, dass gerade Eisensalze geeignet sind, katalytisch die Oxydationen zu befördern. Es ist kein Grund vorhanden, zu bezweifeln, dass, was für die wässerigen Extrakte der Zellen gilt, auch für Nukleoproteide der lebenden Zelle gilt. Mac Allum hat in der Chromatinsubstanz der Zellkerne Eisen nachgewiesen. Die Arbeiten von Spitzer machen es also wahrscheinlich, dass der Kern **das Oxydationsorgan der lebenden Substanz ist.**

Ferner: Die auf Gerüstfäden vorgeflossenen Pseudopodien von Orbitolites zerfallen, wenn sie von dem kernhaltigen Mutterkörper abgeschnitten

werden, nach Verworn[1]) (92 und 97) in einzelne kugelige Tröpfchen. Der Gerüstfaden hat sich verflüssigt und die Gesetze der Oberflächenspannung haben die Tröpfchen gebildet. Diese bei Kernmangel eintretende Verflüssigung vorher fester Bestandteile tritt nun auch unter Sauerstoffmangel ein. Loeb selbst (96) erbrachte früher den Nachweis, dass die Zellwände der Furchungszellen von Ctenolabrus sich verflüssigen, wenn ihnen der Sauerstoff entzogen wird; nach Wiederzutritt von Sauerstoff aber bilden sich die Zellwände aufs neue. Sein Schüler Budgett („On the similarity of structural changes produced by Lack of Oxygen and certain poisons". in: The American Journal of Physiology. Vol. 1898. Citiert nach Loeb.) zeigte, dass Sauerstoffentziehung auch bei Infusorien Auflösung der Zellwände zur Folge hat. Auch Kühne ([98] pag. 472) hat entsprechende Beobachtungen gemacht. „Die Verflüssigung der Pseudopodien bei Entfernung des Zellkernes, die Unfähigkeit kernloser Infusorienstücke eine neue Cuticula zu bilden, entsprechen ganz der Annahme, dass kernlose Zellstücke sich im Zustande verringerter Oxydationsthätigkeit befinden." Loeb kommt somit zu der Vorstellung, dass kernlose Zellfragmente nur deshalb nicht regenerationsfähig sind, weil in ihnen durch das Fehlen des Kernes die Oxydationsthätigkeit auf ein zu geringes Mass heruntergesunken sei; sie ersticken. Hiermit im Einklang steht, dass kernlose Zellstücke von Chlorophyll führenden Algen sehr viel länger als chlorophylllose Zellfragmente am Leben bleiben (nämlich 5—6 Wochen gegen 2 Tage); der bei der Assimilation der Kohlensäure freiwerdende Sauerstoff der Chlorophyll führenden

[1]) Wenn J. Loeb bei dieser Gelegenheit gegen Verworn einwendet, dass die fadenförmig langgestreckten retikulären Pseudopodien der Orbitolites keine Flüssigkeitscylinder sein könnten, weil sie sonst in Tropfen zerfallen müssten („Es hat seinen guten Grund, dass der Regen in Tropfen fällt und nicht in Strahlen"), so möchte Ref. bei dieser Gelegenheit bemerken, dass das von Loeb herangezogene Gesetz, ein Flüssigkeitscylinder könne an Länge seinen Umfang nicht übertreffen ($h < 2r\pi$) nicht für alle Flüssigkeiten gilt. Fadenziehende Flüssigkeiten lassen sich nach Erfahrung des Ref. oft auf eine Länge ausziehen, die ihre Breite tausendfach und mehr übertrifft, ohne deshalb ihren flüssigen Charakter einzubüssen; sie ziehen sich mehr oder weniger rasch zu einem kugeligen Tropfen zusammen, sobald die Spannung, die sie lang gezogen hat, aufhört. Eine solche Substanz ist z. B. die von den Difflugienpseudopodien beim Vorwärtskriechen abgeschiedene (98a pag. 162) zähflüssig klebrige Masse; ebenso verhält sich unter anderem auch z. B. der aus der Stengelwunde einer abgeschnittenen Narcissus poeticus austretende schleimige Saft und viele andere zähflüssige Substanzen in geeigneten Medien.

Im übrigen glaubt auch Referent im Einklang mit M. Schultze, O. Bütschli (92) und F. Schaudinn (92), dass die retikulären Pseudopodien keine blossen Flüssigkeitscylinder darstellen, sondern im Innern einen festeren Achsenstab, analog den Achsenstäben der Heliozoen, besitzen. Eine feste Hüllmembran, die Loeb für diskutierbar hält, können diese Pseudopodien deshalb nicht besitzen, weil die bekannte in der Rinde der Pseudopodien sich vollziehende Körnchenströmung sich nur in flüssigem Substrat abspielen kann.

Zellen vermag bis zu einem gewissen Grade bei Kernlosigkeit den Ausfall der Sauerstoffzuführung von seiten des Kernes zu ersetzen.

Loeb findet in dem Angegebenen zugleich eine Erklärung für den zelligen Aufbau der Organismen. Jedes Protoplasmaelement kann nur in gewisser Entfernung vom Kern existieren; wird die Entfernung zu gross, so geht ihm die Oxydationsmöglichkeit verloren. Dass ausserdem ein Stoffaustausch zwischen Protoplasma und Kern stattfindet, wird nicht in Abrede gestellt; Loeb hält es vielmehr für „möglich oder wahrscheinlich, dass mit der oxydativen Thätigkeit die Bedeutung des Zellkernes nicht erschöpft ist“. Auch sollen ohne Kerne nicht alle Oxydationsvorgänge aufhören; die Thatsachen ergeben vielmehr, dass sie nur erheblich verringert sind.

Wenn man diese Anschauungen in die von Verworn entwickelte Theorie und die von Rhumbler festgestellte Mechanik der Amöbenbewegung einträgt, so würde sich zwanglos ergeben, dass der Kern dem an ihm vorbeiströmenden Protoplasma katalytisch wirkende Kernsubstanzen abgiebt, und dass diese Substanzen dann die Oxydation des Protoplasmas bewirken, sobald es an die Oberfläche gelangt, und dass bei dieser Oxydation an der Oberfläche das Protoplasma in einen dichteren Zustand übergeführt wird, der dann die Zurückstossung der Entoplasmakörnchen und damit die Ausbildung der ektoplasmatischen Randzone besorgt. Das Aufsteigen des inneren Protoplasmas auf die Amöbenoberfläche beim Vorwärtskriechen einer Amöbe wäre dann schon durch die excentrische Lage des Kernes leicht erklärlich, weil die verdichtende Oxydation der Oberfläche in grösserer Kernnähe jedenfalls eine stärkere sein würde, als in Kernweite, und weil dementsprechend die Oberfläche am Hinterende der Amöbe, das fast regelmässig den Kern enthält[1]), stärker drücken würde als das Vorderende. Die Theorie würde selbst ins Einzelne ausgeführt, soweit Referent sehen kann, nirgends auf Schwierigkeiten stossen; doch soll eine weitere Ausführung hier nicht erfolgen. Die Amöbenbewegung wäre unter solcher Annahme nicht bloss mechanisch analysiert, sondern bis zu einem gewissen Grade auch chemisch erklärt. Es muss aber darauf hingewiesen werden, dass die Richtigkeit der gegebenen Mechanik in keiner Weise von der Richtigkeit der chemischen Annahmen abhängig ist, und dass die von Rhumbler gegebene mechanische Analyse auch dann bestehen bleibt, wenn sich die Substitution der Loebschen Anschauungen nicht bewähren sollte; jedenfalls sind die letzteren aber durchaus wahrscheinlich, fruchtbar (auch für die Zellteilung) und kontrollfähig; wenn

[1]) Warum? cf. Rhumbler (98b), pag. 194 zu 195.



auch vielleicht nicht durchaus unanfechtbar. Schon Quincke hat nämlich 1888 konstatiert, dass Hühnereiweiss, das doch sicher keine Kerne enthält, durch den Sauerstoff der absorbierten Luft an der freien Oberfläche hautartig verdichtet wird, dieselbe Erfahrung hat Referent mit dem Eigelb des Hühnereies ([98b] pag. 131) und der Eisubstanz des braunen Grasfrosches gemacht ([99c] pag. 67), ohne dass die Anwesenheit der Kerne bei dieser Verdichtung notwendig schien. Es ist also nicht unwahrscheinlich, dass auch kernloses Protoplasma ja sogar gewöhnliches Eiweiss sich unter Oxydation verdichtet; und wenn diese Verdichtungen auch da auf die Oberfläche beschränkt erscheinen, wo die einzelnen Zellen im Gewebe dicht zusammenliegen, und wo man also denken könnte, der äussere Sauerstoff trete an die Zellwände — den Zellinnenmassen gegenüber — gar nicht in besonderem Masse heran, so liesse sich auch hierfür eine Erklärung in einer von Quincke ([88c] pag. 623) festgestellten Thatsache finden. Die absorbierte Luft mit ihrem Sauerstoff scheidet sich immer an der Grenze, d. h. an der Berührungsfläche von zwei in Berührung stehenden Flüssigkeiten ab, die nicht in jedem Verhältnis mischbar sind. Die Zellinhalte aneinanderstossender Zellen sind aber nicht mischbar.

IX. Einfluss des äusseren Mediums auf Form und Bewegungsrichtung formveränderlicher nackter Zellen.

Die direkte oder indirekte Heranziehung der Oberflächenspannung zur Erklärung der Pseudopodienbewegung lässt auch die mehrfach konstatierte Thatsache begreiflich erscheinen, dass sich die Form der Pseudopodien mit Veränderungen der Aussenbedingungen temporär zu ändern vermag. Die Oberflächenspannung hängt nicht bloss von der Beschaffenheit der lebenden Oberfläche, sondern zugleich von derjenigen des äusseren Mediums ab; das liegt in dem physikalischen Begriff „Oberflächenspannung". Ändert sich das äussere Medium, so ändert sich auch die Oberflächenspannung und mit ihr die Gestalt der Amöbenoberfläche, vorausgesetzt, dass die Oberfläche nicht aus durchweg homogenen, durchaus gleichen Teilchen zusammengesetzt ist; das kann sie aber nicht sein, denn sonst liessen sich die zur Vorwärtsbewegung notwendigen Druckunterschiede im Ektoplasma gar nicht begreifen. Die Oberfläche der Amöbe ist nicht homogen, sondern „anomogen", und dieser Umstand muss, wie zuerst Roux ([96] pag. 440 zu 441) klar ausgesprochen hat, zu einer Formgestaltung der Oberfläche führen, die je nach dem Grade der Heterogenität ausserordentlich verschieden sein und in verschiedenster Weise mit der

Komposition des Aussenmediums und seinen physikalischen Bedingungen wechseln muss.

Schon F. E. Schulze ([75] pag. 342) hat die Beobachtung gemacht, dass Pelomyxa palustris, wenn sie vom Deckglas gedrückt wird, eigentümliche fingerförmige Pseudopodien ausstreckt, die sonst nicht zur Beobachtung kommen; O. Israel (95) fand die ganze Bewegungsweise der Pelomyxa bei Temperaturveränderung umgewandelt. Rhumbler ([98b] pag. 197) fand die Pseudopodienform des neuen Genus Pontigulasia, die er beim ersten Auffinden als hirschgeweih- oder flechtenähnlich beschreiben musste, später wie bei anderen Difflugien langfingerförmig; auch bei Amoeba verrucosa fand er Pseudopodienform und Bewegungscharakter zu verschiedenen Zeiten wesentlich verschieden, ohne dass jedoch in allen Fällen äussere Gründe für die Veränderungen verantwortlich gemacht werden konnten; er schliesst daher, dass auch innere Veränderungen in den Amöben selbst vor sich gehen können, die natürlich gleichfalls auf der Oberfläche notwendige Spannungsverschiedenheiten erzeugen werden.

Dass die chemische Zusammensetzung des äusseren Mediums einen recht grossen Einfluss ausüben kann, das geht aus Versuchen Verworns ([97] pag. 189 und 190) hervor. Verworn fand in faulenden Heuaufgüssen kleine Amöben, Amoeba limax, welche in normalen Umständen nur breitlappige Pseudopodien ausstreckten. Wurde nun das Wasser durch Zusatz von Kalilauge sehr schwach alkalisch gemacht, so nahmen die Amöben sehr bald die sehr charakteristische mit langen, spitzen, stachelartigen Pseudopodien ausgerüstete Form der Amoeba radiosa an. In ihr gewöhnliches Wasser zurückgebracht wandelte sich ihre Gestalt wieder in die gewöhnliche Limax-Form um. (Man vergleiche auch die Zusammenstellung ähnlicher Erfahrungen bei A. Labbé [98] pag. 104.)

Häcker ([99] pag. 22) knüpft an diese Beobachtungen Verworns die Frage an: Würde es sich durch anhaltende Einwirkung des neuen Mediums erreichen lassen, dass die Radiosa-Form auch auf die Nachkommen dieser künstlichen A. radiosa übertragen wird und schliesslich, dass die Nachkommen auch nach Aufhören des Reizens, bei Zurückführung des Mediums auf den ursprünglichen Zustand, die Radiosa-Form beibehalten?

Wir stehen hier unmittelbar vor der Frage, welches Mass von Wirksamkeit einerseits der inneren Vererbungskraft der Zelle, andererseits den äusseren Lebensbedingungen bei der Forterhaltung und Fortentwickelung der Species zukommt, vor dem in der Zelle liegenden Problem der Vererbung und Nichtvererbung erworbener Eigenschaften.

Es mag zweifelhaft erscheinen, ob man in dieser Richtung den Versuch so hoch einschätzen darf. Wenn er positiv ausfiele, gewiss; bei negativem Ausfall würde er aber nichts gegen die Vererbung erworbener Eigenschaften aussagen, da sich das verschiedene Verhalten direkt aus dem Mechanismus erklärt und garnicht gesagt ist, dass der Mechanismus in dem neuen Medium verändert sei, er reagiert nur unter anderen Verhältnissen in anderer Weise. Dass der Mechanismus jedenfalls im Anfange der Umsetzung nicht verändert wird, geht ja schon aus der Zurückversetzung in sein ursprüngliches Medium hervor. Im gewöhnlichen Medium nimmt er die gewöhnliche Pseudopodienform wieder auf.

Sicher ist der Verwornsche Versuch, der Nachfolger für andere Amöben verdiente, von hohem Interesse, weil er eine Brücke zu bilden scheint nach den chemotropischen Vorgängen. Wenn eine allseitige chemische Veränderung des Aussenmediums einen so grossen Einfluss auf das Ausstrecken der Pseudopodien ausübt, so ist es begreiflich, dass eine einseitige Wirkung eines auf das Protoplasma wirksamen chemischen Mittels auch nicht ohne Erfolg bleiben kann. Die Resultate solcher einseitigen chemischen Wirkungen sind in den Erscheinungen des Chemotropismus (cf. z. B. O. Hertwig [93], pag. 99, M. Verworn [97], pag. 434) zur Genüge bekannt und von besonderer Wichtigkeit, da sie in pathologischen und normalen Fällen richtungsbestimmend für die Leukocyten und ihre Arbeit auftreten. Vom mechanischen Standpunkte aus, bietet die Erklärung dieser Erscheinung keine besonderen Schwierigkeiten, nachdem gezeigt ist, dass die Beschaffenheit des äusseren Mediums die Gestalt der Pseudopodien beeinflusst. Wenn die Amöbe oder der Leukocyt nach dem Chemotaktikum hinkriecht, so muss dabei natürlich die dem Chemotaktikum zugewendete Oberflächenstelle der Amöbe oder des Leukocyten fortgesetzt während des Kriechens die niedrigste Spannung besitzen, denn dann und nur dann wird dieses Ende nach dem früher entwickelten Mechanismus zum Vorderende der Vorwärtsbewegung. Die Auslegung wird uns hier geradezu aufgezwungen, dass das Chemotropikum selbst die Spannungserniedrigung an dem ihm zugekehrten Ende der Amöbe veranlasst. Diese Erklärung, welche den chemotropischen Mechanismus in die Oberfläche verlegt, lässt sogar sämtliche als „Tropismen“ bezeichneten Lebenserscheinungen nackter formveränderlicher freilebender Zellen auf einen gemeinsamen Grund zurückführen, nämlich auf chemische Umsetzungen bezw. physikalische Lageveränderungen in der Oberflächenschicht der Zellen.

Das Sonnenlicht kann beim Heliotropismus chemische Veränderungen auf der Zelloberfläche ebenso bewirken, wie irgend eine chemische Substanz beim Chemotropismus. Die chemischen Umsetzungen bei verschiedenen

äussern Einflüssen, bei Lichteinfluss, Elektrizität u. s. w. können in tausenderlei Weise verschieden sein, ohne dass die mechanische Reaktionsweise des Organismus auf diese Einflüsse hin selbst in denselben tausenderlei Weisen verschieden sein könnte. Die verschiedenen Einflüsse können, welche chemische oder chemisch-physikalische Veränderungen auch im Einzelfalle mit ihnen verbunden sein mögen, mechanisch immer nur eine „Änderung der Oberflächenspannung" zur Folge haben. Der Gesamterfolg dieser Veränderung der Oberflächenspannung kann nur ein doppelter sein, entweder wird durch die Einwirkungen die Oberflächenspannung vermindert oder sie wird erhöht. Wenn durch lokal wirkende Einflüsse die Oberflächenspannung vermindert wird, entsteht die Erscheinung des positiven Tropismus, d. h. die Zelle bewegt sich nach der Quelle des Einflusses hin, wird die Oberflächenspannung aber erhöht, dann entsteht negativer Tropismus, die Zelle bewegt sich von der Einwirkungstelle fort. (Eine genaue Darstellung der Druckverhältnisse, welchem bei negative Chemotropismus innerhalb einer Amöbe herrschen, findet sich bei Rhumbler [98b], pag. 88, Fig. 34).

Wenn die gegebene Erklärung richtig ist und es bloss bei der Einwirkung auf die lebende Oberfläche darauf ankommt, ob die Einwirkung eine Verminderung oder eine Erhöhung der Oberflächenspannung bewirkt, nicht aber darauf, welche chemische Komposition die Oberfläche der formveränderlichen Zelle zur Zeit der Einwirkung besitzt, bezüglich erst während der Einwirkung annimmt, dann muss es möglich sein, den Chemotropismus künstlich mit nicht organisierten Substanzen nachzuahmen. Schon Quincke (88c) hat Versuche angestellt, die sich hier anführen lassen, er fand dass sich zwischen zwei Glasplatten eingeklemmte in Wasser liegende Luftblasen nach Alkohol hinbewegen, den man langsam dem Wasser zuführt. Er giebt die Erklärung, dass der Kapillardruck der Luftblase auf der Wasserseite grösser ist als auf der Alkoholseite.

Referent selbst hat, wie er hier späteren Mitteilungen vorausgreifend bemerken will, positiven Chemotropismus durch andere Versuchsanordnungen zur Nachahmung gebracht, welche denen mehr gleichen, deren man sich nach der Pfefferschen Methode bei lebenden Organismen in bekannter Weise in der Regel bedient. Die Substanz, welche bei dem mechanischen Analogieversuch als Chemotropikum dienen sollte, wurde in eine dünne Kapillarröhre eingeschlossen, welche am hinteren Ende zugeschmolzen war. Als Chemotropika kamen solche Substanzen zur Anwendung, welche zu dem die kriechenden Amöben vertretenden Öl eine geringere Oberflächenspannung besassen als der Alkohol, in dem der Versuch wegen des geringen spezifischen Gewichtes des Öls vorgenommen werden

musste, 5% Kalilauge, Nelkenöl und Chloroform eigneten sich fast in gleicher Weise. In Alkohol liegende Tröpfchen von Ricinusöl mit einem Durchmesser von 60—90 μ, wanderten in Kapillarröhren von 250—300 μ Mündungsweite aus einer Entfernung von 480—660 μ in die Kapillarröhre hinein und drangen in dem Chemotropikum vor, allerdings ohne dabei ihre Kugelform namhaft zu verändern. Bei diesen Versuchen entstehen nicht bloss in den Öltropfen, sondern auch in dem Alkohol ziemlich starke Strömungen, deren Mitwirkung als Transportmittel ausgeschaltet werden muss. Die Strömungen innerhalb der Öltropfen entsprechen im grossen und ganzen denen bei Amöben und erhöhen dadurch die Ähnlichkeit, die Strömungen im Alkohol können aber als Transportmittel wenigstens bei Anwendung von Nelkenöl mit Bestimmtheit ausgeschlossen werden, da die Ströme gerade der Zuwanderungsrichtung der Öltröpfchen entgegengesetzt sind, das Nelkenöl fliesst in den Alkohol aus und verbreitet sich hier in centrifuger Richtung; gegen diese entgegenstehende Strömung haben die Tropfen anzukämpfen, aber sie siegen schliesslich. Um stets die verschiedenen Strömungen innerhalb der Flüssigkeiten unter Kontrolle zu haben, wurden den Flüssigkeiten verschiedene von einander unterscheidbare Substanzen zugemengt, dem Ricinusöl Russ, dem Nelkenöl Indigo, dem Alkohol (80%) fein aufgeschlemmter Karmin. Es wurde auf diese Weise sichergestellt, dass die einseitige Erniedrigung der Oberflächenspannung allein das Movens bei der Einwanderung der Öltröpfchen war. Ganz besonders schön und merkwürdig sah es aus, wenn zu Anfang des Versuchs der aus der Kapillarröhre kommende Strom des Chemotropikums so stark war, dass die Tröpfchen in diese vorläufig nicht hinein kommen konnten. Die Tröpfchen hielten sich dabei öfters an dem Mündungsrande der Kapillarröhre fest und kämpften hier mit dem Gegenstrom, gegen den sie vorrückten, um wieder zurückgeworfen zu werden, und wieder vorrückten, um abermals zurückgedrängt zu werden und ihren Kampf nicht eher aufzugeben, bis sich allmählich der Strom verlangsamte und dann sie einwandern liess; es war hier manchmal schwer nicht zu vergessen, dass man leblose Substanzen vor sich hatte. Zuweilen bewegten sich die Öltröpfchen auf die Kapillarröhre los, um dicht vor ihr, als sie in stärkere Konzentration der von der Kapillarröhre freigegebenen Substanz eintraten, wieder abzuwandern. Die Versuche sind noch nicht abgeschlossen, vor allem fehlt noch Auskunft darüber, wie weit man mit der Verdünnung des Chemotropikums herabgehen darf. Bei Organismen wirken bekanntlich ausserordentlich weitgehende Verdünnungen des Chemotropikums (so wirkt z. B. eine 1%ige Lösung von Fleischextrakt oder von Asparagin positiv chemotropisch auf Bacterium termo; cf. O. Hertwig [93], pag. 98; bei Farnsamen-

fäden wirkt noch eine 0,001 %ige Apfelsäurelösung). Die bis jetzt erwähnten Versuche lassen es ausgeschlossen erscheinen, dass unter der mitgeteilten Versuchsanordnung sich ähnliche Verdünnungen als wirksam erweisen könnten. Hierzu sind schon die Gegenströmungen zu stark und andererseits auch die Herabminderung der Oberflächenspannung zu gering. Die Tropfen verlassen bei ihrem Vorrücken ja kaum ihre Kugelgestalt. „Die Reaktionsfähigkeit (auf Chemotropismus) von chemisch komplizierten Substanzen wird um so grösser sein, je labiler, je geneigter zu Umsetzungen die zur Komplikation zusammengetretenen Einzelsubstanzen sind. Die lebenden organischen Substanzen enthalten offenbar zahlreiche sehr labil gebaute Stoffe und unterscheiden sich hierdurch von den meisten anorganischen Stoffgemengen; es werden sich daher mit letzteren ähnliche, auf denselben Gesetzen beruhende Erscheinungen der Annäherung und Abstossung nicht erreichen lassen.“ So hatte Referent (Rhumbler [98c], pag. 24) sich schon früher geäussert, man wird vorläufig zufrieden sein müssen, die Erscheinung wenigstens bis zu einem gewissen Grade nachgeahmt zu haben, er reicht aus, um die Möglichkeit der oben gegebenen mechanischen Erklärung zu beweisen und mehr als die „Möglichkeit“ können und sollen die künstlichen Nachahmungen ja überhaupt nicht darthun.

Auf ähnliche Weise lässt sich auch der von Roux (94) entdeckte Cytotropismus künstlich auseinander gesprengter Furchungszellen von Rana fusca (nach Rhumbler [99c] auch bei Tritonen vorhanden) mit Hülfe der Oberflächenspannungsgesetze mechanisch erklären. Auseinander gesprengte Furchungszellen der genannten Amphibien vereinigen sich wieder, wenn sie dicht genug zusammenliegen, indem sie ihre gegeneinander gekehrten Flächen bis zu gegenseitiger Berührung zusammenbeugen (= positiver Cytotropismus Roux) oder sie wenden sich noch weiter von einander ab (= negativer Cytotropismus Roux).

Rhumbler (98c) ist durch seine Untersuchungen über den Cytotropismus in Anlehnung an Roux (94) zu der Überzeugung gekommen, dass von den sich cytotropisch nähernden Zellen Substanzen an das umgebende Medium abgegeben werden, welche wechselseitigen, chemotropischen Einfluss auf die sich einander nähernden Zellen haben (cf. Roux); es handelt sich um eine chemotropische Wechselwirkung zwischen beiden Zellen. Substanzen, welche von der einen Zelle abgegeben werden, bewirken chemische Umsetzungen auf der Oberfläche der anderen Zelle und umgekehrt. Die chemischen Umsetzungen lagern die chemischen Stoffe zu neuen, vorher nicht vorhandenen chemischen Verbindungen zusammen, dadurch muss sich die Molekularattraktion der Oberflächensubstanzen, d. h. die Oberflächenspannung verändern, sie muss grösser oder kleiner

werden, je nachdem die Molekularattraktion (Kohäsion) der neu entstandenen Verbindungen grösser oder kleiner ist, als sie in den vorher vorhandenen Substanzen war. Die Veränderung wird da am stärksten sein, wo die Moleküle der von der einen Zelle abgegebenen chemotropisch wirksamen Substanz am dichtesten an die Oberfläche der andern Zelle herantreten, d. h. an dem Punkte der betreffenden Zelle, welcher der andern am nächsten gelegen ist. Bewirkt das Chemotropikum eine Herabminderung der Oberflächenspannung an der betreffenden Stelle, so wird sich diese Stelle unter dem grösseren Druck der weniger oder garnicht vom Chemotropikum beeinflussten Oberflächenpartien gegen die andere Zelle vorbeugen, und eventuell, bei ausreichender Wirksamkeit des Chemotropikums, wird die ganze Zelle bis zur Berührung mit der anderen Zelle fortgezogen (positiver Cytotropismus Roux); bewirkt es eine Steigerung, so wird sich die Zelle von der anderen wegbeugen, sie wird sich von ihr zu entfernen suchen (negativer Cytotropismus Roux).

Roux (96b) hat nach der Selbstzusammenfügung der cytotropisch zusammengetretenen Zellen eine besondere Pigmentverteilung in den Zellen konstatiert, das Pigment verschwindet an der Berührungsfläche und tritt dann an den freien Zellpolen in besonders dichter Zusammenlagerung auf, wobei meist noch eine Zuspitzung dieser freien Pole statt hat. Diese Erscheinungen rühren nach Rhumbler ([99c] pag. 75—82) daher, dass das Pigment da dichter zusammengepresst wird, wo das Protoplasma durch höheren Druck die übrigen Einlagerungen aus sich herausdrängt, und da auf grössere Strecken lichter verteilt wird, wo Stellen geringeren Plasmadruckes, die von den Stellen höheren Druckes fortgedrängten Einlagerungen aufnehmen. (cf. die Ausführungen weiter unten im Abschnitt XIV.) Die Pigmentzusammenhäufung entspricht der Stelle höheren Protoplasmadruckes, die Pigmentverringerung derjenigen des niederen Protoplasmadruckes, die Pigmentanordnung der durch Cytotropismus zusammengetretenen Zellen beweist also, dass wirklich die Nährungs- bezw. die spätere Berührungsseite den geringeren, die von einander abgewendeten pigmentierten Zellseiten aber ganz den mechanischen Ausführungen entsprechend, den höheren Druck während des Zusammenbeugens ausübten. Dasselbe lehrt auch die an den distalen Enden zugespitzte Gestalt der Zellen. Auch die gegebene mechanische Erklärung des Cytotropismus muss sich durch physikalische Nachahmung prüfen lassen.

Bringt man mittelst einer Kapillarröhre eine Substanz von geringerer Oberflächenspannung zu dem Öl, zwischen zwei Öltropfen, die in Alkohol liegen, so nähern sich die beiden Öltropfen und verschmelzen miteinander. Quincke ([88c] pag. 613) hat bereits ähnliche Versuche ausgeführt; brachte

er Sodalösung zwischen zwei Tropfen eines Mandelöl-Chloroformgemisches, die in Wasser lagen, so trat Näherung und schliesslich Verschmelzung ein. Referent hat ähnliche, nicht veröffentlichte Versuche dadurch dem Cytotropismus auch der äusseren Form nach angenähert, dass er Tropfen von Ricinusöl, denen als cytotropisch wirksame Substanz Nelkenöl beigemengt war, in Alkohol nebeneinander lagerte; es traten gelegentlich wie beim Cytotropismus Schwankungen (cf. Roux [94]) ein, die dann zur Berührung und Verschmelzung der Tropfen führten, oder die Vereinigung erfolgte auch ohne vorausgegangene Schwankung; wurden Tropfen, denen durch längere Lagerung im Alkohol das Nelkenöl entzogen war, auf dieselbe Entfernung wie vorher zusammengerückt (ca. $^3/_4$—$1^1/_2$ Tropfendurchmesser), so trat keine Zusammenbeugung und Verschmelzung der Tropfen mehr ein.

Hier ist dann auch der Ort, die von Roux ([89] pag. 11 und [95] Bd. II pag. 34) beobachtete Selbstkopulation von Chloroformtropfen zu nennen, die auf abgestandener, wässriger, gesättigter Karbolsäurelösung aufgetragen worden sind. Die Tropfen vereinigen sich unter Strahlungserscheinungen, und ihre Kopulation erinnert dadurch an diejenige von Ei und Spermakern. Offenbar kommen auch hier die Oberflächenkräfte zur Wirksamkeit, die Erscheinung kompliziert sich aber dadurch, dass hier ausser den Berührungsflächen von Chloroform und Karbolsäure auch diejenigen der beiden Substanzen mit der Luft in Aktion sind.

X. Innere Gerüstbildungen im Zellkörper (Radiolarienskelette etc.).

Wenn die Referate des vorigen Abschnittes zeigen sollten, dass auf irgendwelche Weise zustande kommende Verdichtungen an der Zelloberfläche, selbst der fliessenden Amöbenzelle eine optisch feststehend erscheinende Struktur aufzudrücken vermögen, so kann es nicht verwundern, dass bei nicht fliessendem Zellinhalt erst recht besondere Strukturen, wie besondere Körperzonen, innere feste Gerüstwerke u. dergl. zustande kommen.

So zeigen die beschalten Amöben, die Difflugien, bereits eine deutliche Zonenbildung ihres in die Schale eingeschlossenen Weichkörperteiles. Das aus der Schale vorgestreckte Protoplasma der Pseudopodien fliesst hier allein, das nicht fliessende von Strömungen unberührte Protoplasma des in die Schale eingeschlossenen Hinterendes kann sich daher nach Massgabe der Kohäsionsdrucke und der Adhäsionsverhältnisse seiner ver-

schiedenen Bestandteile sortieren. Bis jetzt aber haben diese Verhältnisse noch keine eingehendere Behandlung erfahren.

Innere feste Gerüstbildungen sind dagegen schon von Dreyer im Jahre 1892 einer sehr beachtenswerten physikalischen Analyse unterworfen worden. Dreyer (92) stellt fest, dass die Gerüstsysteme der Radiolarien nach denselben Gesetzen aufgebaut sind, nach welchen sich die Wände eines Schaumes aneinander legen. Diese Gesetze sind die Oberflächenspannungsgesetze der Flüssigkeiten, sodass diese inneren Gerüstwerke unter Mitwirkung derselben Kräfte zustande kommen, welche auch zur Erklärung der Amöbenbewegung herangezogen werden mussten.

Ausser der Erklärung des Radiolarienskleletts bringt die Dreyersche Arbeit auch namhafte Gesichtspunkte über die Entstehung der Foraminiferenschalen auf Grund der Oberflächenspannungsgesetze [1]; dagegen werden sich die Exkurse zu sonstigen Stützsubstanzen und Bindegewebszellen kaum in der vorliegenden Form aufrecht erhalten lassen; auch wäre es sehr verdienstlich gewesen, wenn Dreyer radiolarienähnliche Gerüste oder wenigstens Gerüstteile im Inneren von anorganischen Flüssigkeiten künstlich zu erzeugen versucht hätte; das muss ja möglich sein, wenn die Gerüstbildung, wie natürlich auch Referent glaubt, das einfache Produkt chemisch-physikalischer Oberflächenkräfte ist.

Über äussere Gerüst- bez. Schalenbildungen, vergl. Abschnitt XII.

XI. Aufnahme und Abgabe fester Bestandteile von seiten der Zelle (Nahrungsaufnahme und Defäkation bei Amöben).

Der Aufnahme und Abgabe fester Bestandteile von seiten der Zelle hatte W. Pfeffer sein Augenmerk zugewendet. Er glaubt ([90], pag. 151, [97], pag. 95), dass bei den Myxomyceten die Bewegungsthätigkeit genügt,

1) Referent kann als ein weiteres, seiner Ansicht nach sehr schwer wiegendes Argument für die Mitwirkung der Oberflächenspannungsgesetze beim Aufbau der Foraminiferenschale den von ihm gemachten, noch nicht veröffentlichten Befund anführen, dass bei den äusserst variabelen vielkammerigen Foraminiferenschalen derselben Art trotz mannigfachster Abweichung in anderer Beziehung, wie Verschiebungen der Windungsachse u. dergl. die homologen Randwinkel aufeinander folgender Kammern stets konstant bleiben. Die Konstanz des Randwinkels ist so gross, dass die Grösse des Randwinkels oftmals den besten Speciescharakter für stark variabele Formen abgiebt. Die Konstanz der Randwinkel ist aber eine notwendige Folge der Oberflächenspannung des flüssigen zum Kammeranbau aus der Mündung der Endkammer hervorgetretenen Weichkörperteiles; denn nach den Gesetzen der Hydromechanik muss in demselben Medium die Oberfläche derselben Flüssigkeit Wände gleicher Substanz stets unter demselben Winkel schneiden, einerlei, welche Neigung die berührten Wände selbst von vornherein haben mögen. Hier bietet sich ausserdem Gelegenheit die Oberflächenspannung des Protoplasmas der Foraminiferen direkt zu berechnen.

um „rein mechanisch" Fremdkörper ein- und auszuführen, betont aber, dass andererseits nach den Wechselwirkungen und Ursachen gefragt werden muss, die es bedingen, „dass andere Teile bei allem Wechsel im Inneren des Protoplasmas verharren". Das gälte nicht nur für die inneren Organe, wie Zellkerne etc., sondern z. B. auch für gewisse Algen, die im Inneren bestimmter Protoplasten symbiotisch leben.

Bei Quincke (88) findet sich folgende, auf die Nahrungsaufnahme befindliche Stelle (pag. 640): „Eine mit Öl bekleidete schleimige Masse bewegt sich unter Wasser . . . . nach einer Stelle hin, wo Soda oder Eiweiss, in grosser Verdünnung in Wasser verteilt, die Öloberfläche trifft. Die ölbekleideten schleimigen Massen legen sich dabei an feste und schwerbewegliche Wände an und ziehen im Wasser verteilte feste Körnchen in Öl oder die von demselben bedeckten schleimigen Massen hinein. Eiweisshaltige Nahrung muss also in das Innere solcher ölbekleideter schleimiger Massen hineingezogen werden, wie wir es in der That an vielen niederen Tieren wahrnehmen." Hierzu muss bemerkt werden, dass ausser dem oben gemachten Einwand, welcher es nicht wahrscheinlich erscheinen liess, dass die Amöbenoberfläche von einer Ölhaut umschlossen sei, auch die Mitwirkung von Wirbelströmen im äusseren Medium, welche die Versuchssubstanzen der Quinckeschen Untersuchungen nach festen Wänden und Körpern hintreiben, für recht zweifelhaft gelten kann. Denn nichts von derartigen Wirbelströmen im äusseren Medium lässt sich beim Vorwärtskriechen oder bei der Nahrungsaufnahme der Amöben nachweisen, obgleich ein solcher Nachweis durch Karminbeimengung zum Wasser sehr leicht gelingen müsste. Eiweissstückchen würden doch wohl auch kaum in das Innere der von der Ölhaut umkleideten Masse eintreten können, sondern sie müssten sich nach Quinckes eigenen und des Ref. Erfahrungen unter Verflüssigung auf der Öloberfläche ausbreiten.

Rhumbler (98a) kommt durch seine Beobachtungen an lebenden Amöben zu dem Resultat, dass die Nahrungsaufnahme der Amöben auf zweierlei, aber nicht scharf von einander getrennten Weisen zustande kommen kann; entweder durch Umfliessung, welche dadurch geschieht, dass der Nahrungskörper durch die Berührung mit der Amöbenoberfläche und die dadurch geweckte Adhäsion (zwischen Amöbenoberfläche und Nahrungskörper) die Oberflächenspannung der Amöbenoberfläche an der Berührungsstelle herabmindert, und ein Vorfliessen längs der Oberfläche des Nahrungskörpers verursacht, das erst mit dem gänzlichen Umfliessen des Nahrungskörpers sein Ende finden kann, oder aber der Fremdkörper wird durch Einziehung (= Import) aufgenommen. Während des Imports braucht die Amöbe ihre Form gar nicht zu verändern, der Fremdkörper

tritt in das Innere der Amöbe hinein, ohne dass die Amöbe hierzu irgend welche namhafte Bewegung zu machen braucht. Lange, biegsame Algenfäden, die um vieles länger als die Amöbe selbst sind, können von zwei Seiten der Amöbe gleichzeitig in das Innere der Amöbe eintreten und sich hier zu dichtem Knäuel aufwickeln[1]). (Solche Algenfäden wären natürlich durch einfaches Umfliessen niemals zu bewältigen.)

Die Nahrungsaufnahme lässt sich durch unorganisierte Flüssigkeiten, die man mit geeigneten Fremdkörpern in Berührung bringt, nachahmen. So zieht z. B. in eine Kapillarröhre eingeschlossenes Hühnereiweiss, unter Wasser gebracht, einen dünnen Glasfaden in sich hinein, den man an dem offenen Ende der Röhre mit der Eiweissoberfläche in Berührung gebracht hat; zwischen Eiweissoberfläche und Wasser bildet sich eine verdichtete Grenzschicht durch teilweise Gerinnung des Eiweisses. Diese Grenzschicht wird von dem eindringenden Glasstab mitgerissen und verteilt sich hier im Vorderraum der Kapillarröhre. (Die Einschliessung des Eiweisses in einer Kapillarröhre dient nur dazu, um die Hantierung mit der kleinen Eiweissoberfläche zu erleichtern.) In ähnlicher Weise tritt auch bei den Amöben Ektoplasma mit den Fremdkörpern in das Innere der Weichkörper (cf. pag. 573 oben), um sich hier dann mit dem Entoplasma zu mischen. Auch die Aufrollung der Algenfäden, die auf den ersten Anblick wie eine besondere Wunderthat der Amöben erscheint, entzieht sich einer Nachahmung nicht; so wickelt z. B. ein unter Wasser liegender Chloroformtropfen ein feines Schellackfädchen selbstthätig in sich auf, nachdem man es mit der Oberfläche des Tropfens in Berührung gebracht hat. Die physikalische Analyse des Imports ergiebt, dass Fremdkörper von der Amöbe dann aufgenommen werden müssen, wenn die Oberflächenstelle der Amöbe, mit welcher der Fremdkörper in Berührung gekommen ist, zur Zeit der Berührung eine grössere Adhäsion zu dem Fremdkörper besitzt, als das umgebende Wasser zu demselben Fremdkörper (= Importgesetz).

In umgekehrter Weise ergiebt eine Nachahmung des Defäkationsvorganges und seine physikalische Analyse, dass eine Defäkation dann eintritt, wenn ein Fremdkörper aus dem Inneren der Amöbe an ihre Oberfläche verschoben wird, und wenn er zur Zeit seiner Berührung mit der Oberfläche eine geringere Adhäsion zu dem Plasma der Amöbenoberfläche als zu dem umgebenden Wasser besitzt (= Ex-

---

[1]) Nach Häcker ([99], pag. 17) hat Ehrenberg schon die Aufnahme solcher Algenfäden von seiten der Amoeba verrucosa beobachtet; auch Leidy (79) teilt eine derartige Beobachtung mit, jedoch brachen dabei die Algenfäden während der Aufnahme in Stücke, während sie das bei meinen Beobachtungen nie thaten.

portgesetz). Soll der unter den genannten Umständen aus der Amöbe ausgetretene Fremdkörper, die Fäkalie, von der Amöbenoberfläche ohne weiteres abfallen, so ist ausserdem notwendig, dass die Kapillarität zwischen Amöbenoberfläche und äusserem Wasser kleiner ist, als die Adhäsionsdifferenz zwischen Fremdkörper-Wasser einerseits und Fremdkörper-Amöbenoberfläche andererseits, wie aus den Erörterungen hervorgeht. Im anderen Falle bleibt die Fäkalie aussen auf der Oberfläche der Amöbe haften, und wird dann gelegentlich von äusseren Hindernissen, an denen die Amöbe vorbeistreift, abgerissen.

Überzieht man ein äusserst feines und kleines Glasfädchen mit einer dünnen Schellackschicht, so wird es von einem unter Wasser liegenden Chloroformtropfen eingezogen, sobald es mit der Tropfenoberfläche in Berührung gebracht wird; im Inneren des Tropfens wird es dann seiner Schellackrinde beraubt und hiernach wird der nunmehr nackte Glasfaden von dem Chloroformtropfen wiederum nach aussen geworfen. Nahrungsimport und Defäkation sind also durch denselben Tropfen nachgeahmt worden. In analoger Weise nimmt eine Amöbe z. B. eine Diatomee auf, um nach Lösung des Weichkörpers der Diatomee den Panzer derselben nach aussen zu werfen. In beiden Fällen ist die Einfuhr an die Anwesenheit, die Ausfuhr an die Abwesenheit der löslichen Substanz geknüpft. Die Löslichkeit der Substanzen des Fremdkörpers bedingt nämlich notwendig eine grosse Adhäsion zwischen löslichen Substanzen und Amöbenplasma, welche den Import möglich macht; die Entfernung der löslichen Substanzen durch Verdauung hebt diese Adhäsion auf, und der Körper kann nunmehr aus dem Weichkörper entfernt werden, sofern er jetzt die zum Export notwendige Adhäsion zum umgebenden Wasser besitzt. Chemische Wechselwirkungen bedingen gleichfalls eine notwendig grosse Adhäsion zwischen den in Wechselbeziehung stehenden Substanzen; so erklärt es sich, dass organische Bestandteile der Amöbe, Kern und andere notwendige Einlagerungen und etwa vorhandene, in chemischer Wechselbeziehung zu den Amöben stehende kommensalistische Algen nicht aus dem Amöbenkörper entfernt werden.

Gelegentlich werden auch ganz unverdauliche Fremdkörper (wie Steinchen u. dergl.) von der Amöbe aufgenommen und nach bestimmter oder beliebiger Zeit wieder ausgestossen; für solche Fremdkörper kann die gegebene Erklärung nicht gelten. Da diese Fremdkörper im Amöbeninneren offenbar keinerlei Veränderungen erleiden können, so bleibt nur die Annahme, dass die importierende Stelle der Amöbenoberfläche und die später exportierende Oberflächenstelle selbst in der erforderlichen Weise verschieden sind oder während des Verbleibs des Fremdkörpers im Amöbenweichkörper

verschieden geworden sind. Dass die Amöbenoberfläche in ausgiebigstem Masse die Fähigkeit besitzt, in kurzer Zeit ihre Adhäsions- und Kohäsionsverhältnisse zu ändern, das geht mit aller Bestimmtheit daraus hervor, dass man bei starker Berührung mit einer Glasnadel eine fadenziehende Substanz aus der Oberfläche ausziehen kann, während die Amöbe sonst über Glassplitter hinwegfliessen kann, ohne ähnliche Fäden an dem Glase hängen zu lassen.

Die von Rhumbler gegebene Erklärung ist nicht wie diejenige Quinckes auf geeignete Wirbelströmungen im Aussenmedium angewiesen, sie basiert einzig und allein auf den Kohäsions- und Adhäsionsverhältnissen der aufnehmenden und der aufgenommenen Substanzen. Geringgradige innere Strömungen, d. h. Verlagerungen von ursprünglich an der Oberfläche liegenden Teilchen in das Innere der aufnehmenden Substanz entstehen erst wie bei der Amöbe durch das Einrücken der Fremdkörper. Die Aufnahme- und Ausfuhrgesetze findet man in Rhumblers Arbeit (98a) von physikalischer Seite, von Th. des Coudres mit Hülfe energetischer Gleichungen entwickelt.

XII. Äussere Gerüstbildungen (Difflugienschalen).

Rhumbler (98a) äussert sich folgendermassen:

Der Gehäusebau der schalentragenden lobosen Amöben (Testaceen) lässt sich als eine gleichzeitige Defäkation einer grossen Zahl von Bausteinchen auffassen, bei welcher die Kapillarität zwischen Amöbenoberfläche und Wasser grösser ist als diejenige von Wasser und Bausteinchen (cf. pag. 592), sodass die Steinchen von der Oberfläche nicht abfallen. Dass derselbe Weichkörper, welcher die Bausteinchen (sobald sie nicht vom Tiere selbst abgeschieden worden sind), aufgesammelt d. h. importiert hat, mit einem Mal dieselben Bausteinchen exportiert, hat nichts Verwunderliches, da ja der Weichkörper zur Zeit der Tochterknospenbildung deutlich genug Umwandlungen erfährt (Aufquellung der Sarkode bei Euglypha z. B.), die als Ursache für den Wechsel von Import in Exporteigenschaften geltend gemacht werden können.

Die Aneinanderlagerung der auf die Oberfläche übergetretenen Bausteinchen zu einem dichten Mauerwerk geschieht durch Kapillarattraktion, die sich zwischen den auf der kleinen Flüssigkeitoberfläche aufgelagerten Steinchen notwendig geltend machen muss. Der bleibende Zusammenhalt wird durch eine erstarrende Kittmasse besorgt, welche sich mit den Bausteinchen gleichzeitig über die Tochterknospe zu einer dünnen Schicht ausstreckt.

Der gegebenen Erklärung entsprechend lassen sich mit Hülfe von unorganisierten Flüssigkeiten (denen man geeignetes Baumaterial zugerieben hat, und die tropfenweise in ein anderes Medium, mit dem sie sich nicht mischen und mit dem sie in geeignetem Kapillaritätsverhältnis stehen, eingetragen worden sind, z. B. mit Hülfe von verschiedenartigsten Ölen, die man mit Quarzkörnchen verreibt, und in Form kleinster Tröpfchen in Alkohol einführt), künstliche von den Tropfen selbstthätig aufgebaute Gehäuse darstellen, die bis in ausserordentlich weitgehende Details den Testaceengehäusen gleichen; die oft hervorgehobene Kunstthätigkeit der Testaceen lässt sich mit diesen künstlichen Gehäuseherstellungen durch unorganisierte Flüssigkeiten noch überbieten.

XIII. Import und Export von wässerigen Flüssigkeiten und gelösten Substanzen.

Flüssigkeitseinschlüsse im Zellleib spielen bei den Protozoen eine hervorragende Rolle. Man unterscheidet dieselben als nicht pulsierende und als pulsierende Vakuolen, je nachdem sie dauernd oder doch lange Zeit hindurch im Zellleib verharren oder ob sie in kürzeren Perioden nach aussen gestossen werden bez. zerstieben, um dann aufs neue zu erscheinen. Nichtpulsierende Vakuolen vermitteln nach den Untersuchungen Brandts (95) das Auf- und Absteigen der frei im Meereswasser schwebenden Radiolarien. Brandt stellt zunächst durch geeignete Untersuchungen fest, dass das Schweben der Radiolarien auf einer Gleichmachung des spezifischen Gewichtes der Gesamtradiolarie mit dem des umgebenden Meerwassers beruht. Das Protoplasma an sich ist schwerer als das Meerwasser, dieses Übergewicht wird durch die Vakuolenflüssigkeit und in vielen Fällen auch durch Gallerte ausgeglichen, die sich als um ein Geringes leichter als Meerwasser ergeben. Die Berechnung des Massenverhältnisses von Protoplasma und Vakuolen bez. Gallertmasse ergiebt, dass Vakuolen- bez. Gallertgewicht nur um 0,00002 geringer zu sein braucht als dasjenige des Seewassers, um den Radiolarienkörper in der Schwebe zu erhalten.

Das geringere spezifische Gewicht der Schwimmvakuolen kann nicht einfach dadurch zustande kommen, dass das lebende Protoplasma für Salze undurchgänglich ist und deshalb nur salzloses also spezifisch leichteres Wasser in die Vakuolen von aussen diffundieren kann; nach dem van t'Hoffschen Gesetz muss vielmehr eine Substanz in der Vakuolenflüssigkeit vorhanden sein, welche im Vakuolenwasser an Stelle der Salzatome im Meerwasser eine relativ gleiche Zahl entsprechend leichterer Atome ent-

hält, denn der osmotische Druck ist der Zahl der Moleküle in der Volumeneinheit proportional; wären demnach nicht auch in der Vakuolenflüssigkeit eine entsprechende Zahl osmotisch wirksamer Substanzen gelöst, so müsste das Vakuolenwasser in das Meerwasser überdiffundieren, bez. die Vakuolen könnten sich gar nicht erst bilden.

Die im Seewasser gelösten Salze besitzen nach den Berechnungen Brandts ein Gesamtmolekulargewicht von 68,812. Der Ersatz der Seesalze innerhalb der Vakuolenflüssigkeit muss also, um Gleichgewicht zu erzielen durch Substanzen vermittelt werden, deren Molekulargewicht niedriger als 68,8 ist. Es kann sich innerhalb der Vakuolen nur um gelöste C-Verbindungen handeln. „Von diesen aber besitzen nur recht wenige ein geringeres Molekulargewicht als 68,8. Am nächstliegenden ist es, an Kohlensäure zu denken, die im lebenden Organismus beständig bei der Atmung gebildet wird und das Molekulargewicht 44 besitzt."

Die für den osmotischen Druck von einer Atmosphäre äquivalenten Mengen sind nach Brandts Berechnungen, die im Original nachzusehen sind, 0,196 % CO_2 mit dem spezifischen Gewicht 1,0003 und 0,30 % Seesalz mit dem spezifischen Gewicht 1,0023. Wenn also in dem Vakuolenwasser Seesalze durch Kohlensäure vertreten sein sollen, so muss die Vakuolenflüssigkeit das spezifische Gewicht des Meerwassers vermindert um dasjenige der Seesalze und vermehrt um das der Kohlensäure also $1,128 - 1,0023 + 1,0003 = 1,0260$ besitzen.

Durch Rechnung und auf Grund von Beobachtungen findet Brandt das spezifische Gewicht der Vakuolenflüssigkeit zu 1,025 — 1,0275, d. i. im Mittel zu 1,02625, also fast genau den von der Theorie geforderten Wert.

„Man kommt folglich zu dem wichtigen Ergebnis, dass die koloniebildenden Radiolarien und Kolliden in überraschend einfacher Weise und mit äusserst geringem Aufwand an Material und Arbeit schweben, nämlich dadurch, dass die bei der Atmung notwendig sich bildende Kohlensäure in der Vakuolenflüssigkeit gelöst wird, und dass nach den Gesetzen der Osmose auf diese Weise eine Verringerung des Salzgehaltes und damit auch des spezifischen Gewichtes der Vakuolenflüssigkeit herbeigeführt wird."

Wenn somit die Wirksamkeit der Vakuolen als hydrostatischer Schwimmapparat physikalisch durchaus verständlich ist, so ist doch die erste Entstehung der Vakuolen noch dunkel. Nach Brandt muss zunächst wohl eine gelöste Substanz von höherem Molekulargewicht als 68,8 zur Abscheidung kommen. „Am nächstliegenden ist die Vermutung, dass es sich dabei um ein Stoffwechselprodukt (organische Säuren, Harnsäure oder dergl.) handelt."

In ähnlicher Weise erklärt Brandt das Zustandekommen der pulsierenden Vakuolen bei Süsswasserprotozoen dadurch, dass in diesen Vakuolen eine Substanz gelöst ist, die durch ihr hohes Molekulargewicht eine starke Diffusion von Wasser nach der Vakuole hin und infolgedessen ein Aufblähen der Aussenwand des Plasmakörpers und schliesslich ein Einreissen derselben unter Entleerung der Vakuole bewirkt[1]). Die Kohlensäure allein kann bei ihrem niedrigen Molekulargewicht nicht den erforderlichen osmotischen Druck hervorrufen. Die pulsierenden Vakuolen wären somit nicht bloss ein Atmungsorgan, sondern wie schon mehrfach auch von anderer Seite behauptet wurde, zugleich ein primitives Exkretionsorgan.

Das Aufsteigen und Sinken der Radiolarien kommt dadurch zustande, dass die Vakuolen entweder vermehrt oder beim Sinken an Zahl vermindert werden. Das Platzen der Vakuolen und das damit verbundene Sinken tritt auf heftige Reizung (mechanischer oder thermischer Art) ein. So sinken die Radiolarien z. B. bei bewegter See in tieferes Wasser hinab, oder das Platzen der Vakuolen stellt sich aus inneren Gründen während der Fruktifikationsperiode ein, in der viele Radiolarien gleichfalls in die Tiefe sinken und bei der unter Umständen der ganze Schwebeapparat abgeworfen wird. Doch verhalten sich die einzelnen Formen während der Fruktifikationsperiode sehr verschieden; manche erhalten sich sogar durch Aufnahme von Gasbläschen (jedenfalls Luft) in die Gallerte am Schwimmen.

Nach Rhumblers Untersuchungen ([98a] pag. 263—273) kommen unter den pulsierenden Vakuolen zwei Arten vor. Die eine weitaus

---

1) Zu dieser Auseinandersetzung Brandts kann Referent eine Beobachtung mitteilen, welche jedenfalls in gleichem Sinne gedeutet werden darf. Eine kürzlich von ihm unter Eindunstung des Beobachtungswassers zum Absterben gebrachte Actinophrys sol (Süsswasser-Heliozoe) floss während des Absterbens sehr rasch an einem Algenfaden entlang, der zufällig mit ihr in Berührung kam, sodass sie den Algenfaden auf langer Strecke wie eine Protoplasmarinde umschloss. Während der Amöbenleib zu dieser Rinde (unzweifelhaft durch die Adhäsionskräfte des Algenfadens) auseinandergezogen wurde, erschien an derjenigen Körperstelle, wo vorher die pulsierende Vakuole gelegen hatte, ein mindestens zehnmal hintereinander urplötzlich auftretendes und eben so schnell nach aussen platzendes Flüssigkeitströpfchen. Der Vorgang glich etwa einer Kohlensäureentwickelung, nur dass das Entwickelte kein Gas, sondern eine wässerige Flüssigkeit war. Diese Erscheinung ist kaum anders zu erklären, als dass an der betreffenden Stelle eine im höchsten Grade osmotisch wirksame Substanz gelegen hat, welche durch das absterbende Protoplasma hindurch das umgebende Wasser leichter durchzuziehen vermochte als durch das lebenskräftige Protoplasma. Die pulsierende Vakuole der Actinophrys sol schlägt normalerweise sehr langsam, wenn ich mich recht erinnere, durchschnittlich alle $1^1/_2$ Minuten bloss einmal. Privater Mitteilung zufolge hat auch Schaudinn Harnsäure im Weichkörper von einigen Rhizopoden angetroffen. (Persönliche Mitteilung auf der Zoologenversammlung in Hamburg 1899.) Zusatz bei der Korr. jetzt veröffentlicht. Schaudinn (99). pag. 5.



häufigere Art entleert ihren Inhalt nach aussen, die andere weitaus seltenere zerstiebt ihren Inhalt im Inneren des Amöbenkörpers[1]. Die Entleerung nach aussen ist der Defäkation einer Flüssigkeit gleichzusetzen (im wesentlichen Wasser), die im Inneren des Amöbenkörpers durch osmotisch wirksame Substanzen angesammelt wird (vielleicht durch Kohlensäure und andere bei dem Stoffwechsel frei werdende in Wasser lösliche Substanzen, cf. l. c. pag. 267). Die Periodizität der Ansammlung erklärt sich daraus, dass das lebende Protoplasma die osmotisch wirksamen Substanzen in gleichen Zeiten bei gleichmässiger Dissimilation in gleicher Menge neu erzeugt. Ein zeitweises Austreten von Flüssigkeitströpfchen lässt sich auch mit unorganisierten Flüssigkeiten (z. B. durch Einführung von kleinen Chloroformtropfen in Wasser, die dann Wassernebel in sich aufspeichern, die Nebeltröpfchen zu grösseren Tropfen vereinigen und dann nach aussen stossen) erreichen, die Periodizität dagegen aus leicht begreiflichen Gründen nicht, weil die osmotisch wirksamen Substanzen in den künstlichen Tropfen durch die Vakuolenflüssigkeit gelöst und mehr und mehr nach aussen geführt werden, ohne dass wie im lebenden Protoplasma von der unorganisierten Flüssigkeit selbst ein Neuersatz für sie geschaffen werden könnte.

Das Zerstieben der Vakuolen im Inneren des Weichkörpers lässt sich ohne weiteres mit unorganisierten Flüssigkeiten (z. B. wieder in denselben Chloroformtropfen) nachahmen. Es ist offenbar darauf zurückzuführen, dass die Vakuolenflüssigkeit durch Aufnahme löslicher Substanzen eine immer grössere Adhäsion zum umgebenden Protoplasma erhält, sodass sie sich, wenn die Vakuole eine gewisse Grösse erreicht und infolge davon ihre Oberflächenspannung abgenommen hat, dem übrigen Protoplasma gegenüber nicht mehr selbständig erhalten kann, sondern sich in dem Protoplasma verteilen muss. Dazu mag noch bemerkt werden, dass die Bildung einer neuen innerlich platzenden Vakuole nur dann unter etwaiger Wiederbenutzung der früheren Vakuolenflüssigkeit vor sich gehen kann, wenn die frühere Vakuolenflüssigkeit eine geeignete Veränderung während ihres Aufenthaltes zwischen den Protoplasmabestandteilen des Amöbeninneren erfahren hat.

J. Loeb (99) kommt durch Versuche — welche ihm zeigen, dass ein Muskel in einer 0,7 %igen NaCl-Lösung nur einige Prozent Wasser aufnimmt, in einer damit isotonischen LiCl-Lösung sein Gewicht unverändert bleibt; dass eine isotonische Lösung von KCl (oder JK und KBr) eine

---

[1]) **Auf der letzten Zoologenversammlung machte Herr Prof. Brandt dem Referenten die Mitteilung, dass er gleichfalls schon bei verschiedenen Rhizopoden im Innern des Weichkörpers zerstiebende Vakuolen angetroffen habe.**

Gewichtsvermehrung von ca. 40%, eine isotonische Lösung von $CaCl_2$ dagegen eine Gewichtsverminderung von 20% bewirkt und dass sich Sr, Ba, Co und Mn wie Ca zum Muskel verhalten — zu der Überzeugung, dass hier ganz analoge Flüssigkeitsresorptionen wie bei Na-, K- und Ca-Seifen vorliegen. „Diese Analogie spricht dafür, dass es sich in den obigen Versuchen um feste Lösungen des Wassers im Muskel handelt“, dass ausserdem auch Wasser durch kapillare Kräfte eindringt, wird nicht in Abrede gestellt.

Davenport (97) macht auf die Rolle aufmerksam, welche der Aufnahme von Wasser bei dem Wachstum der Zellen und der aus ihnen zusammengesetzten Organismen zukommt. Wachstum ist Volumzunahme. Volumzunahme findet sowohl durch Vermehrung der plasmatischen Zellsubstanz als durch Wasseraufnahme von seiten der Zellsubstanz statt. Zahlreiche Bestimmungen von Trockensubstanz und Wasser in Froschlarven (auch von Bufo und Amblystoma) zeigen, dass sich der Wassergehalt in den ersten 14 Tagen nach dem Ausschlüpfen ausserordentlich rasch vermehrt (von 56% auf 96%), während die Trockensubstanz vor dieser Zeit eine merkliche Zunahme überhaupt noch nicht erfahren hat, und erst vom 14. Tage ab ihre Gewichtsmenge steigert. Diese Verhältnisse sind in Kurventabellen erläutert und werden mit den analogen Verhältnissen bei Pflanzen verglichen. Zu Anfang der Entwickelung findet sich eine Periode sehr rascher Zellteilung, aber geringer Volumzunahme. Es folgt dann die Periode reichlichster Wasseraufnahme, die von entsprechendem Wachstum und von der Ausbildung der Körperform nebst Anlage der einzelnen Organe begleitet ist, während eine dritte Periode die Differenzierung der Gewebe unter Herabminderung des Wachstums besorgt. Da die Periode der gesteigerten Wasseraufnahme mit der Organanlage zusammenfällt, die das Produkt differentiellen Wachstums darstellt, so ist das Problem des differentiellen Wachstums zugleich dasjenige der differentiellen Wasseraufnahme. Differentielles Wachstum tritt nach Davenport deshalb ein, weil zu bestimmter Zeit jede Embryonalanlage eine bestimmte chemische Eigenart erhält, welche die Embryonalanlage mit einem bestimmten Imbibitionsvermögen zum Wasser ausstattet.

Loeb hatte schon vor Davenport (Litteratur bei Loeb [98] pag. 631) den Nachweis erbracht, dass Tubularien rascher wachsen, wenn man ihren Wassergehalt vermehrt (durch Verringerung der Konzentration des Meerwassers), dass sie langsamer wachsen, wenn man denselben vermindert (durch Steigerung der Konzentration des Meerwassers). Die Wasseraufnahme wird nach Loeb (98) bestimmt durch den Unterschied des osmotischen Druckes im Organismus und in der umgebenden Lösung. Er glaubt,

dass das Wasser beim Wachstum zunächst mechanisch wirkt, „indem es den Widerstand, der der Volumzunahme entgegenwirkt, überwindet und Lücken schafft, in welche neue Moleküle eingelagert werden". Es mag auch chemisch wirken, indem es beispielsweise hydrolytische Spaltungen begünstigt. Allein bei dem Wachstume sind auch Oxydationsvorgänge nötig, und bei diesen Oxydationsvorgängen kommt bekanntlich nicht der atmosphärische Sauerstoff in Betracht, sondern die Synthese vollzieht sich nur unter Mitwirkung des Sauerstoffs, der durch die Stoffwechselvorgänge aktiv gemacht wird. Gelingt es, Substanzen in den embryonalen Organismus einzuführen, welche eine Beschleunigung in der Aktivierung des Sauerstoffs und eine Zunahme der Oxydationsvorgänge ermöglichen, so muss eine Beschleunigung der embryonalen Entwickelung und des Wachstums stattfinden. Eine derartige beschleunigende Oxydationswirkung besitzen die Alkalien, wie die am Blut gemachten und andere chemischen Erfahrungen lehren.

Dieser Überlegung entsprechend vermochte Loeb durch Zusatz von schwachem Alkali ($1^1/_2$—2 ccm einer $^1/_{10}$-normalen NaHO-Lösung zu 100 ccm Seewasser, d. h. etwa $^6/_{1000}$ %) eine deutlich merkbare Beschleunigung des Wachstums und der Entwickelung von Arbacia-Larven (= Seeigel) zu erzielen. Säuren hatten dagegen nur einen hemmenden Einfluss auf Wachstum und Entwickelung. Ähnliche Resultate wurden mit Fischembryonen (Fundulus) erzielt. Die Arbacia-Versuche sind durch Mikrophotographien illustriert, welche die Grössenverschiedenheiten von normal und in Alkali-Seewasser gezüchteten Larven demonstrieren. „Lokale Unterschiede der Alkalinität resp. Acidität sind im Keim durchaus möglich. Lokale Schwankungen der Alkalinität und Acidität sind ferner im Stoffwechsel unvermeidlich. Verschiedenheiten in Alkali- und Säuregehalt verschiedener Stellen des Keimes könnten deshalb sehr wohl einer der Umstände sein, welche die zur Differenzierung des Embryo nötigen Wachstumsungleichheiten herbeiführen. Sie sind aber nicht die einzigen oder auch nur die primären chemischen Verschiedenheiten der verschiedenen Keimbezirke" (pag. 641).

Herbst (96—98) fand durch Zuchtversuche in künstlichen Mischungen, dass zur Entwickelung der Seeigellarven das Meerwasser folgende chemische Bestandteile unbedingt enthalten muss, nämlich Schwefel, Chlor, Natrium, Kalium, Magnesium, Calcium und vielleicht auch Eisen.

(In der Arbeit (97) waren irrtümlich auch Phosphor und Eisen zu den unbedingt notwendigen Bestandteilen hinzugezählt worden, es hat sich dann aber (98) ergeben, dass diese Bestandteile nur zum Niederschlagen von Kupferverunreinigungen notwendig waren, welche das destillierte Wasser,

mit dem zuerst operiert wurde, vom Destillationskessel her enthielt, und dass Phosphor bei reinem destillierten Wasser zur Erziehung der Larven bestimmt nicht nöthig ist; dass aber vielleicht auch das Eisen fehlen darf.)

Da die genannten Stoffe nicht durch äquimolekulare bezw. isotonische Mengen irgendwelcher anderer unschädlicher Stoffe ersetzt werden können, so lässt sich nur annehmen, dass dieselben von den sich entwickelnden Keimen aufgenommen werden. Dasselbe lehrt die direkte Verwendung des als notwendig erwiesenen Ca bei Ausbildung des Kalkskeletts der Larve. „Auch die Thatsache, dass sich Larven, welche ihren Entwickelungsgang zunächst in gewöhnlichem Seewasser angetreten haben und erst dann in die Versuchsmischung übergeführt werden, in der letzteren trotz des Fehlens eines bestimmten unentbehrlichen Stoffes mitunter weiter entwickeln, als sie sich hätten entwickeln sollen, wenn sie von allem Anfang an in der Mischung gewesen wären, deutet meiner Ansicht nach darauf hin, dass die betreffenden Larven während ihres Aufenthaltes in gewöhnlichem Seewasser bereits eine gewisse Quantität des notwendigen Stoffes aufgenommen haben, und dass diese eine beschränkte Weiterentwickelung zulässt.“ „Wir haben also in der That nicht nur die Notwendigkeit der Anwesenheit bestimmter Stoffe im umgebenden Medium, sondern auch deren Aufnahme seitens der Larven, resp. der sich entwickelnden Eier bewiesen.“

Während die Untersuchungen Herbsts über die Aufnahme zur Entwickelung der Keime notwendiger Bestandteile handeln, geht aus den sogenannten Vitalfärbungen hervor, dass auch ganz unnötige Bestandteile unter Umständen ohne jede Schädigung des Keimes aus dem äusseren Medium aufgenommen werden können; so fand Fischel (99), dass in Entwickelung begriffene Seeigeleier (Echinus microtuberculatus) Neutralrot und Bismarckbraun in sich aufspeichern, das in geringprozentiger Lösung dem äusseren Meerwasser zugesetzt worden ist. Das Neutralrot sammelt sich auf kleinen in den Embryonalzellen vorhandenen Körperchen an, während das Bismarckbraun die Embryonalzellen mehr diffus färbt; in beiden Fällen ist die Farbstoffaufnahme so intensiv, dass die Eier nach entsprechendem Verweilen im gefärbten Seewasser gefärbt erscheinen, während das Seewasser selbst jede merkbare Färbung einbüsst. Mit anderen Farbstoffen konnten derartige Vitalfärbungen nicht oder wenigstens nicht in so prägnanter Weise erzielt werden. Manche Farbstoffe (z. B. Indulin, Nigrosin etc.) störten zwar die normale Entwickelung nicht, drangen aber auch nicht in die Keime ein. In manchen Farbstofflösungen (z. B. Rubin, Cyanin etc.) starben die Larven bald ab; nach dem Absterben trat bei sehr vielen Farbstoffen eine mehr oder weniger diffuse Färbung der Leichen ein.

Lee und P. Mayer (98) halten die diffusen Färbungen der Zellen nach dem Absterben für einfache Absorptions- und Imbibitionserscheinungen der Farblösung durch die abgestorbene Zelle, nicht für eine chemische Verbindung. Die Vitalfärbung der Granula oder anderer Bestandteile der Zelle mag hingegen doch eine echte Färbung im Sinne einer chemischen Verbindung sein. „Jedenfalls sind aber diese Färbungen unweigerlich an Körper gebunden, die keinen integrierenden Teil der lebenden Zelle ausmachen: Die Zelle selbst mag am Leben sein, sie sind es nicht.“ Vielleicht handelt es sich um aufgenommene Nahrungsteilchen oder zum Auswurf bereite Stoffwechselprodukte, oder falls sie einen integrierenden Teil des lebenden Gewebes ausmachen sollten, so haben sie wohl von der eindringenden Farblösung gelitten oder sind aus anderen Gründen in ihrer Vitalität geschwächt, „nie aber bestehen sie aus ganz lebenskräftiger Materie“.

Fischel betont ([99] pag. 497), dass es einerseits eigentlich nur einem Vorurteil entspricht, wenn wir die Auffassung vitalgefärbter Granula als lebende Plasmateile aufgeben, weil wir lebender Materie Färbungsmöglichkeit nicht zutrauen, trotzdem sie, wie ihm scheint, theoretisch ganz wohl denkbar ist; andererseits sei allerdings an den Granula noch kein Lebensvorgang nachgewiesen und Erfahrungsthatsache, dass tote Elemente in der Zelle fast stets Farbstoffe begierig annehmen.

Unabhängig von der Frage, ob lebende oder nicht lebende Substanzen bei den Vitalfärbungen den Farbstoff aufnehmen, bleibt ein mechanisches Problem, wie diese Farbstoffe durch den lebenden Protoplasmaleib hindurchkommen; denn die in dem Protoplasmaleib eingeschlossenen Granula sind nur durch den Plasmaleib hindurch zu erreichen; bei gänzlicher Entfärbung des Aussenwassers wird man kaum annehmen dürfen, dass der Farbstoff durch Diffusion mit Wasser zugleich in den Zellleib eintritt und dann an den Granulis haftet, während das Wasser wieder nach aussen tritt; denn unter solchen Umständen müssten ungeheure Wassermengen durch den Zellleib hindurchtreten, was bei dem Fehlen einer pulsierenden Vakuole kaum ohne entsprechende sichtbare Strömungen im Aussenmedium, die nicht vorhanden sind, abgehen könnte. Mir scheint die Annahme prüfungswert, dass der Protoplasmaleib der Embryonalzellen die einzelnen Farbstoffteilchen bez. Farbstoffmoleküle mit seiner Oberflächenschicht auf Grund der oben für grössere — wenn auch immer sehr kleine — Fremdkörper referierten Importgesetze (pag. 592) einzeln in sich hineinzieht, und dass dann durch Diffusion im Aussenmedium die von dem Protoplasmaleib weggenommenen Farbteilchen (selbstredend!) stets durch neue ersetzt werden, sodass die Farbstoffaufnahme von seiten der Zell-

oberfläche so lange fortgesetzt im Gang bleibt, als noch Farbstoffteilchen durch Diffusion (im Aussenwasser, also nicht Diffusion im Zellleib) an die Zelloberflächen herangebracht werden. Von vornherein ist klar, dass die Importthätigkeit, die ja auf der Adhäsion der einführenden Substanz zu der Oberfläche der eingeführten Körper beruht, um so intensiver sein muss, je kleiner die eingeführten Körper sind, weil die von der Adhäsion bewirkte Leistung um so bedeutender auffallen muss, je kleiner das Gewicht und je grösser gleichzeitig dabei die Oberfläche der eingeführten Körper ist. Die Oberfläche wird bekanntlich relativ (natürlich nicht absolut) um so grösser, je kleiner ein Körper ist. Moleküle müssen daher unter normalen Verhältnissen, d. h. wenn keine sonstigen Kräfte auf sie wirken, bei entsprechender Adhäsion ganz besonders kräftig importiert werden. Die gleiche Überlegung würde auf einfachste Weise die Materialherbeischaffung für das Kieselgerüst der Radiolarien z. B. erklären, da Si nur in verschwindend geringen Mengen im Seewasser vorhanden ist, und eine geradezu wunderbar enorme Menge von Seewasser durch den Radiolarienkörper hindurch filtriert werden müsste, wenn das Si mit dem Wasser zugleich aufgenommen würde; dabei fehlt den Radiolarien eine pulsierende Vakuole. Dasselbe gilt für die von Herbst als notwendig erkannten Zusatzstoffe, deren die Echinodermenlarven im umgebenden Wasser zu ihrer Entwickelung bedürfen. Sobald ein Molekül einer gelösten Substanz zu der Protoplasma-Oberfläche einer Zelle eine grössere Adhäsion als zu seinem Lösungsmittel besitzt, muss es bei der Berührung der Zelloberfläche in den Zellleib eintreten; das steht fest. Die Adhäsion der Zelloberfläche ist erst dann befriedigt, wenn sie sich hinter dem Molekül geschlossen hat.

Eine chemische Verbindung des aufgenommenen Moleküls mit dem aufnehmenden Protoplasma scheint dabei von seiten der Importgesetze nicht nötig, da grosse Adhäsion sehr wohl ohne chemische Reaktion bestehen kann, ebenso wie eine Beschränkung der Quantität der aufnehmbaren Substanz aus den Importgesetzen nicht resultiert, da ja natürlich die Oberfläche, nachdem sie sich über jedem einzelnen Molekül geschlossen hat, sofort wieder für neue Moleküle importfähig sein muss. Dagegen verkenne ich nicht, dass derartige Vorgänge, von seiten der osmotischen Gesetze betrachtet, auf namhafte Schwierigkeiten stossen. Das Protoplasma würde sich den aufgenommenen und dann in ihm suspendierten Molekülen gegenüber voraussichtlich wie ein Lösungsmittel den Molekülen der gelösten Substanz gegenüber verhalten müssen. Der osmotische Druck ist aber vom Lösungsmittel unabhängig; und es könnten sich daher in einer Raumeinheit des Protoplasmas nicht mehr Moleküle der aufgenommenen Sub-

stanz ansammeln, als in einer Raumeinheit des umgebenden Mediums. Eine chemische oder wenigstens molekulare Umwandlung der aufgenommenen Substanzen wäre von dieser Seite aus zum mindesten Erfordernis, um die Mehransammlung im Protoplasma zu erklären, ob sie aber allein durch eine solche erklärt werden könnte, bliebe jedoch auch so noch fraglich. Wie sich dieser Widerspruch zwischen den Folgerungen aus den osmotischen Gesetzen und denen aus den Importgesetzen, die doch auch volle Berechtigung zu haben scheinen, lösen mag, lässt sich vorläufig nicht absehen. Sollten hier nicht noch physikalische Wirkungsweisen versteckt liegen, die auch jene Widersprüche lösen, welche sich bei den Resorptions- und Exkretionsvorgängen[1]) von Epithelien gegen die Diffusion ergeben haben? Jedenfalls scheinen diese Widersprüche nicht allein zu stehen, auch rein theoretisch physikalische Schlüsse stossen auf solche.

Verworn ([97] pag. 529) betont, dass bei der Erklärung des Mechanismus der Resorption und Sekretion von Epithelzellen zwei Momente im Auge zu behalten sind, nicht die Diffusion allein, sondern auch der Chemismus der aufnehmenden oder abgebenden Zellen. Er stellt sich vor, dass die durch die Zelloberfläche diffundierte Substanz sofort chemisch gebunden und von der Membran entfernt wird, sodass neue Substanz übertreten kann. Cohnheim ([98] pag. 152) hält es für nicht undenkbar, dass die allerdings physikalisch noch nicht erklärbare Fähigkeit (der Membranen der Resorptionszellen) von leichter Durchlässigkeit nach einer Seite und der völligen Undurchlässigkeit nach der anderen Seite den wichtigsten Anteil an der Resorption hat.

Alledem zufolge ist sicher, dass sich nicht alle Substanz-bezüglich Molekular-Transporte, die durch Zelloberflächen hindurch geschehen, allein mit Hilfe der Diffusionsgesetze erklären lassen[2]), dass man aber allen Grund hat, nach anderen Kräften zu suchen. Ref. möchte vermuten, dass Diffusion bezüglich Osmose stets eine Expansionsbewegung der Moleküle im Lösungsmittel bleibt, auch da wo die Membran passiert wird; dass die

---

1) Über den augenblicklichen Stand dieser Frage giebt z. B. Boruttau ([98] pag. 133, 135 u. 137) präzise gedrängte Übersicht und Litteratur.

2) Mit den Diffusionsgesetzen verhält es sich offenbar vielfach ebenso wie mit der Schwerkraft (cf. oben pag. 569), der Organismus hat sie gelegentlich nach Kräften kompensiert und dem lebenden unter den mannigfachsten Wechselfällen in zweckmässiger Weise sich verändernden Protoplasma die mechanischen Stofftransporte überantwortet. Eine Diffusionsmembran würde ein unveränderliches Werkzeug sein und sonach, einmal erzeugt, keine Anpassungsfähigkeit besitzen; eine protoplasmatische Zelloberfläche wird sich und damit auch ihre Leistungen verändern; je nachdem, was gerade für Einwirkungen voni nnen und von aussen auf sie einströmen. Die Zuchtwahl hat unter den möglichen Varianten die am zweckmässigsten veränderlichen Protoplasmamechanismen „gezüchtet“.

Membran also dabei überhaupt keine weitere Aufgabe versieht, wie die eines Siebes oder Filters etwa, das Wasser mit feinen Partikelchen durch sich durchlässt, grössere aber zurückhält. Beim Import und Export dagegen ist Aufgreifen oder Zurückstossen von Molekülen eine Arbeit der, der Diffusionsmembran entsprechenden Oberflächenschicht der aufnehmenden Zelle selbst, und damit in weiten Grenzen von den umgebenden Drucken unabhängig. Import- und Exportfähigkeit scheint auf flüssige Membranen beschränkt, während Diffusion und Osmose auch durch feste Membranen hindurch stattfinden.

In den Darmzellen besitzen die Membranen besondere Kanäle, welche das Protoplasma zu den Importgeschäften befähigen; der Cuticularsaum ist zur Abwehr der Schädigungen nötig, welche der vorbeistreifende Darminhalt den Zellen zufügen könnte. Die Existenz der Kanäle zeigt recht deutlich, dass hier nicht mit blosser Diffusion gearbeitet werden soll, für letztere wäre eine einheitliche Membran ausreichend gewesen.

XIV. Physikalisches zur Zellteilung.

Mehr als bei den seither besprochenen Lebenserscheinungen wird die Bütschlische Wabentheorie bei der physikalisch-mechanischen Erklärung der Zellteilung zu logischem Erfordernis, denn nach Ausschluss von elektrischen Kräften (cf. oben pag. 126 u. ff.) lässt es sich überhaupt nicht absehen, wie die zur Zellteilung mit mathematischer Sicherheit notwendigen „inneren" Spannungen und die empirisch nachweisbaren „Flüssigkeitsverlagerungen" anders als bei einem vakuolären Bau des Protoplasmas zustande kommen sollten. Die früheren Arbeiten auf diesem Gebiet findet man in dem Referat von Meves (97a), sodass hier nur das hinzugefügt werden soll, was in der Zwischenzeit neu hinzugekommen ist.

Meves hatte in dem betreffenden Referat Bütschli und Rhumbler den Einwurf gemacht, dass unter der Annahme einer Zugwirkung der Sphären auf die umgebenden Waben des Zellleibes keine Spindelfigur, sondern das bekannte Zipfelkreuz ([97a] pag. 372 Textfig.) zustande kommen müsste, wie es die Kraftlinien von zwei Kraftcentren mit gleichen Potentialen und gleichen Vorzeichen erzeugen. Ein zweiter Einwand war der, dass sich bei Annahme der Zugwirkung der Sphären die oft beobachtete Überkreuzung der Strahlen in der Spindeläquatorebene des Zellleibes nicht erklären lassen.

Gleichzeitig und unabhängig von einander antworten Bütschli und Rhumbler, dass es sich bei den von den Sphären strahlenförmig in die Länge gezogenen Vakuolen bezw. Wabenreihen nicht wie bei den Kraft-

linien des magnetischen Feldes um frei bewegliche Massenpunkte handele, sondern um ein kohärentes mechanisches System von einzelnen Waben, das sich unmöglich wie frei bewegliche Massenpunkte zum Zipfelkreuz, sondern notwendig zur Spindelfigur umlagern müsse, sobald zwei Zugcentren auf es einwirkten. Die von Meves angeführten Kraftlinien stellen bloss die eine Komponentenreihe dar, Meves hat die Widerstandskomponenten übersehen. Bütschli beweist, indem er aufs Neue in Gelatinelösung durch Kontraktion von Luftblasen erzeugte Gelatinespindeln in meisterhaften Photographien vorführt, welche nicht nur die Spindel selbst in unverkennbarer Klarheit, sondern auch die Kreuzung der äquatorialen Strahlen erkennen lassen. Rhumbler dagegen konstruiert ein Modell, das aus einzelnen Gummiringen zu einem aus sechseckigen Maschen bestehenden Netzwerk zusammengebunden ist. Zieht man die Maschen dieses Netzwerkes an einem Punkte zusammen, so entsteht eine strahlige Umlagerung des Maschenverlaufes; an zwei Punkten zusammengezogen, liefert das Maschenwerk dagegen eine tadellose Spindelfigur, Zug an drei Stellen bringt einen Triaster hervor etc. Die Überkreuzungen der Strahlen erklären sich leicht dadurch, dass die Waben nicht genau regelmässig in der Zelle verteilt sind; die Überkreuzungen müssen bei länger andauerndem Zug der Sphären aus mechanischen Gründen verschwinden (loc. cit. pag. 547) und können dann nur von beiden Sphären aus bis in das Äquatorialgebiet reichen, genau entsprechend den Erfahrungen an den lebenden Zellen. Die Einwände von Meves können demnach für definitiv erledigt angesehen werden (Bütschli [98] und Rhumbler [98b]).

Rhumbler sucht dann Meves noch davon zu überzeugen, dass ein Zellteilungsmechanismus, wie er ihn (in 97b) mit Hülfe der Annahme einer teilweise stemmenden Wirkung der Strahlen entwickelt hat, unter einer masslosen Vergeudung von Kraft arbeiten würde, die subäquatorialen Strahlen würden durch ihre Stemmwirkung die Membran gerade da nach aussen drücken, wo sie sich unter der saugenden Wirkung des gleichbleibenden Zellinhaltes als Teilungsmembran nach Innen falten soll. Er betont dem gegenüber, dass der von ihm (98b) auseinandergesetzte und auch in dieser Entgegnungsschrift weiter analysierte Mechanismus, nicht bloss unter einem „Minimum von Kraftaufwand", sondern zugleich auch unter „mehrfacher Sicherheit" arbeiten müsse.

Ziegler (98) war durch seine Studien am Ctenophorenei zu der Anschauung gekommen, dass die für das Ctenophorenei charakteristische einseitige Einschnürungsfalte, welche bei den ersten Furchungsvorgängen dieses Eies vom oberen Pole aus quer durch das Ei hindurchrückt, und es dadurch in Blastomeren teilt, durch Fernwirkung der am oberen Ei-

pole verweilenden Sphären und zwar durch eine Protoplasma zusammenhäufende Einwirkung derselben zustande käme. Die beiden Sphären sollten zwischen sich, da wo die Einschnürungsfalte entsteht, die im Ctenophorenei an der Spitze der einseitigen Einschnürungsfurche empirisch vorhandene Protoplasmaanhäufung vermitteln, und diese Protoplasmaanhäufung soll ebenso wie die peripherische Plasmaschicht des centrolecithalen Ctenophoreneies auf die Innenmasse des Eies drücken. Da die Protoplasmazusammenhäufung am Scheitel der Furche aber ausgiebiger sei, als in den peripheren Teilen des Eies, so übe sie einen Überdruck auf die Eimasse aus, welche notwendig ein Fortrücken der Zusammenhäufung und der ihr anliegenden Furche nach dem gegenüberliegenden Eipole und damit auch die Furchung selbst zur Folge haben müsse.

Rhumbler (99a) macht Ziegler gegenüber darauf aufmerksam, dass die Zusammenhäufung des Protoplasmas am Furchenkopfe des Ctenophoreneies keine direkte Fernwirkung sein könne, weil bei dem gänzlichen Fehlen von protoplasmafreien Strecken zwischen der Zusammenhäufung und den beiden Sphären eine besondere Protoplasmazusammenhäufung an der Einschnürungsfalte nur dann zustande kommen könne, wenn den Sphären eine Protoplasma zurücktreibende Kraftwirkung zukäme; dann würden sich nämlich die beiderseits zurückgetriebenen Protoplasmamassen zwischen den beiden Sphären also im Gebiet der Furche anhäufen. Eine solche Kraftwirkung würde die Umgegend der Sphären selbst aber in Protoplasmaarmut versenken. Um die Sphären findet sich jedoch hier wie allwärts keine besondere Protoplasmarmut, sondern im Gegenteil bekanntlich eine Protoplasmaverdichtung, also gerade besonderer Protoplasmareichtum. Die Sphären besitzen ganz unbestreitbar eine Protoplasma zusammenziehende Wirkung und diese könnte nur eine besondere Protoplasmaarmut diesmal aber am Furchenkopfe bewirken, weil aus dem Gebiete des Furchenkopfes dann Protoplasma nach zwei Seiten, nämlich nach der einen und nach der anderen Sphäre hin fortgezogen würde. Die Wirkung der Sphären kann also hierbei keine direkte sein. Rhumbler führt die Zusammenhäufung des Furchenkopfplasmas und das Fortrücken desselben während der Furchung auf folgende Momente zurück. Wie er öfters betont hat ([97] pag. 690) ist die Entstehung einer Schnürfurche bei gleichbleibendem Zellinhalt einer kugligen Eizelle aus rein mathematischen Gründen nur dann denkbar, wenn die Zellmembran bezw. die Oberflächenschicht der Eizelle dabei ein „gesteigertes Wachstum" erfährt. Das gesteigerte Zellmembranwachstum wird während der Kernteilung dadurch veranlasst, dass unter der doppelten Zugwirkung, welche der Kern von den nach zwei verschiedenen Seiten ziehenden Sphären erleidet, der zum

Membranwachstum notwendige Kernsaft aus dem Kern ausgepresst wird, und sich in der Äquatorialebene der Kernspindel innerhalb des Zellkörpers also gerade da verbreitet, wo die Einschnürungsfurchen sich einsenken sollen. Die Membran wächst, indem sie die für sie parat gestellten Kernsubstanzen in sich aufnimmt. Bei dem Wachstum der Membran muss notwendig eine Verdichtung der Protoplasmamasse stattfinden, die sich mit den Kernstoffen [1]) gemeinsam an dem Aufbau der wachsenden Membran beteiligt, denn die Zellmembran ist zweifellos eine dichtere Substanz als das Protoplasma des Zellleibes. Bei gewöhnlichen Zellteilungen spielen sich die genannten Vorgänge (das Aufgreifen der im Äquator angehäuften Kernstoffe von seiten der Membran) rund um die Spindel herum ab, beim Ctenophorenei können sie sich nur einseitig am oberen Pole vollziehen, weil die aus dem Kern ausgepressten Kernstoffe nicht durch die mächtige Dottermasse hindurch nach dem unteren Eipole hingelangen können. Am oberen Pole beginnt daher Membranwachstum und Zelldurchschnürung.

Die Protoplasmaverdichtung an der Einschnürungsfalte hat aber zugleich eine Protoplasmazusammenhäufung zur Folge, weil Protoplasmaverdichtung, wie das oben bei der Entstehung des Ektoplasmas referiert wurde, eine Zurückstossung der Einlagerungen bewirkt, sodass nur Protoplasma ohne Dottertröpfchen sich an der Wachstumsstelle des Furchenkopfes ansammeln kann. Nicht die Sphären sondern das Membranwachstum zieht das Protoplasma am Furchenkopf zusammen. Dieses Protoplasma soll nun nach Ziegler einen Überdruck auf den Zellleib ausüben; wenn das wirklich der Fall wäre könnte das Furchenkopfplasma nicht die radiär gerichteten Strahlenspitzen besitzen, die nach den Beobachtungen Zieglers von dem Wachtstumspunkt der Membran als Centrum, nach allen Seiten in den Zellleib hineinlaufen. Diese Spitzen müssten bei dem Vorwärtsdrücken und Vorwärtsrücken der Plasmaanhäufung etwa wie ein Kometenschwanz nach hinten dem oberen Eipole zu gerichtet sein. Die Lagerung der Protoplasmastrahlen am Furchenkopf (nicht zu verwechseln mit den Strahlen der Sphären, die am oberen Eipole liegen bleiben) verrät fraglos, dass der Wachstumspunkt des Furchenkopfes nicht bloss das Protoplasma verdichtet und zusammenhäuft, sondern dass er auch gleichzeitig eine Zugwirkung auf das zusammengehäufte und zur Zusammenhäufung herbei gezogene Protoplasma ausübt, dass es sich hier also nicht um blosse Umlagerungserscheinungen handelt, die ja auch, ohne Zugwirkung zu verursachen zustande kommen könnten. Diese Zugwirkung lässt sich leicht darauf zurück führen, dass die Membran ihrer Dich-

[1]) Über den verdichtenden Oberflächeneinfluss der Kernstoffe vergleiche auch oben Loeb ([99] pag. 580).

tigkeit entsprechend, die aufgenommenen Substanzen chemisch so bindet, dass das Volumen der chemisch erzeugten neuen Membranteile geringer wird, als die Summe der bei dem Wachstum zusammengefügten Einzelbestandteile war oder einfach durch die grössere Oberflächenspannung des verdichteten Protoplasmas.

Es ist als ob der Furchenkopf an seiner Wachstumsspitze ein Centrosom enthalte, das ja nach Bütschli und Rhumbler in ganz der gleichen Weise wirkt. Dadurch, dass immer die neuentstehenden Membranteile auf das Protoplasma attrahierend wirken, ist aber die Attraktion hier nicht so zeitlich beschränkt wie bei Centrosomen, deren Attraktionskraft mit der Sättigung ihres Imbibitionsstrebens erlischt, sondern die Attraktion hält an, so lang die Membran wächst, d. h. bis die Furche am unteren Eipole angelangt ist, d. h. bis die Eiteilung vollzogen ist. Weitere Überlegungen zeigen, dass die Attraktionskraft des Furchenkopfes nicht nach allen Seiten hin gleich entwickelt sein kann, beim Vorrücken der Schnürfalte verliert der hinterwärtige neugebildete Membranteil natürlich seine Attraktionskraft sobald er fertig gebildet ist, d. h. sobald keine Protoplasmateilchen mehr in ihn eintreten, der obere Eipol wird also von der fortrückenden Zugkraft immer weniger alteriert. Im übrigen muss der Erfolg der Attraktionskraft nach den verschiedenen Richtungen hin um so wirksamer ausfallen je weniger Dotter die betreffenden Eiteile aufzuweisen haben, denn durch die Reibung an den Dottertröpfchen und durch die Verstossungsarbeit muss natürlich Kraft verloren gehen. Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse konstruierte Rhumbler Modelle, in welcher er die durch dotterreiche Gebiete hindurch tretenden oder aus anderen Rücksichten unwirksameren Protoplasmastrahlen durch schwächer ziehende, die wirksameren Strahlen aber durch stärkere Gummischnüre ersetzt, während er wie früher einen Gummischlauch oder eine Stahldrahtspirale zur Nachbildung der Zellmembran benutzt und die Zugschnüre dann analog Heidenhain (96), in einen Springring zusammenfasst, den er an den Furchenkopf anbindet. Diese Modelle vollziehen die Durchschnürung in ganz derselben Weise wie das Ctenophorenei selbst und bringen dabei noch viele Einzelheiten des Ctenophoreneies zur Kopie, die hier nicht erwähnt werden können. Auch die Mikromerenbildung am unteren Eipole, über welche die Originale (Ziegler und Rhumbler) zu vergleichen, wird durch ein Modell bewegungsbildlich kopiert. Die Modellversuche sollen einen Beweis für die Richtigkeit der in der Arbeit enthaltenen mechanischen Überlegungen abgeben, wobei natürlich unverkannt bleibt, dass das Modell nur die Kräfteverteilung nicht analoge Substanzwirkungen veranschaulichen kann.

An allgemeineren Ergebnissen mögen noch folgende aus der Arbeit angeführt werden, die Begründung im Original: Die Phylogenie schafft bei dem phylogenetisch ersten Auftreten des Furchenkopfattraktionscentrums nicht unvermittelt Neues, sondern sie benutzt und bildet durch Benutzung nur ein in der Mechanik gewöhnlicher Zellteilung bereits facultate gegebenes Moment weiter aus.

Die Mehrheit der bei der Zellteilung thätigen Faktoren ist durch das Furchenkopfattraktionscentrum wieder um einen vermehrt. Die Mehrheit der Zellteilungsfaktoren, die alle miteinander in mechanischen Kausalkonnex stehen, bewirkt ausser mehrfacher Sicherheit und ausser der Herabdrückung der zu leistenden Teilungsarbeit auf ein Minimum Variabilität und damit Anpassungsfähigkeit der Zellen.

Die Beteiligung von Kernstoffen an der Membranbildung während der Zelltheilung wird für die Ausbildung und Fortbildung der Tochterzellen nicht ohne Einfluss sein können. Eine ganze Reihe von Erfahrungen lehren, dass die einzelnen Embryonalzellen im Stoffaustausch mit ihrer Umgebung stehen; soweit dieser Stoffaustausch von den Import- und Exportgesetzen beherrscht wird, muss die Beschaffenheit der Zellmembran d. h. der verdichteten Zelloberfläche, von grösstem Einfluss auf die Einfuhr und Ausfuhr von Austauschstoffen sein.

Die in die Membran versenkten Kernstoffe werden mit entscheiden helfen, was eine Embryonalzelle von anderen Schwesterzellen oder der äusseren Umgebung her (Herbst) aufnimmt und was sie an sie abgiebt, d. h. sie werden den Charakter der Zelle und ihre Arbeit bestimmen helfen, die aufgenommenen Stoffe verändern das Protoplasma der Zelle in gewisser Weise. Bei eintretender Zellteilung saugt dann bekanntlich der Kern zunächst Flüssigkeit aus dem Zellleib auf, der Charakter dieser vom Kern aus dem Zellleib aufgenommenen Flüssigkeit wird sich mit demjenigen der durch die Zellmembran aufgenommenen Substanzen ändern, und dieser Änderung entsprechend werden jetzt auch die im Kern vorhandenen Stoffe (also durch die zu Anfang der Kernteilung eingetretene Flüssigkeit) in bestimmter Weise verändert. Ein Teil der veränderten Kernstoffe tritt dann während des Schlussaktes der Kernteilung, nach der Metakinese, in den Zellleib hinaus und bestimmt hier in der oben erörterten Weise, die während der Zelldurchschnürung neu gebildeten Membranteile. Diese neu gebildeten Membranteile der Tochterzellen beeinflussen dann wieder den Zellleib der Tochterzellen, der Zellleib der Tochterzellen bestimmt den Kern der Enkelzellen vor ihrer Teilung, und der Kern der Enkelzellen beim Abschluss der Kernteilung die Membran der Enkelzellen u. s. f., so schliesst sich der Kreislauf, der nicht nur den Embryo

als Ganzes, sondern jede einzelne seiner Zellen und jeden einzelnen Zellteil wenn auch nicht immer in gleichem Grade auf immer kompliziertere Stufen hebt.

Jede Beeinflussung, jede dieser Stoffwanderungen und Wandlungen lassen sich durchaus mechanisch erklären, ja auf ihnen allein beruht die ganze physikalische Ermöglichung der Zellteilung, Flüssigkeitsabfluss und Zufluss, die durch die früher entwickelten (Rhumbler, [96]) molekular physikalischen Kräfte insceniert werden, sind nicht nur da, um das Zellganze in die zur Zellteilung notwendige Spannung zu versetzen, sondern sie drücken gleichzeitig den in Teilung befindlichen Zellen das für ihre kommende Arbeit notwendige chemisch strukturelle Gepräge auf. Alles Lebende in der Zelle arbeitet; die frühen Embryonalzellen tragen sich nicht mit unthätigen Determinanten, die erst in späteren Zeiten in späteren Embryonalzellen zur Verwendung kommen sollen.

Fischel (99) hatte bei seinen bereits oben (pag. 601) erwähnten Vitalfärbungen an Echinodermeneier die Erfahrung gemacht, dass die mit Neutralrot gefärbten Körnchen während der Zellteilung eigentümliche Verlagerungen durchmachen, sie scharen sich bei beginnender Zellteilung zunächst um den Kern herum ganz besonders dicht zusammen, schmiegen sich dann auch der Kernhantel in dichter Zusammendrängung an, verschwinden dann aber, sobald die Einschnürungsfalten entstehen, aus dem Äquatorialgebiet der Zelle, um schliesslich, wenn die Zellteilung durchgeführt ist, wieder allwärts in der Zelle verbreitet zu erscheinen. Rhumbler (99b) führt aus, wie sich diese Verlagerungserscheinungen der Fischelschen Körnchen ohne weiteres aus der Zellteilungsmechanik erklären lassen. Wenn kleine Körperchen, die in dem Wabenwandwerk des Zellleibprotoplasmas eingelagert sind, eine sehr grosse Adhäsion zu der Wandsubstanz besitzen, so werden sie infolge ihrer Kleinheit, die eine grosse Reibung bedingt, von Verdichtungsstellen der Wandsubstanz nicht wie flüssige Einlagerungen oder feste Körperchen grösseren Kalibers fortgedrängt werden können, sondern sie halten sich in dem verdichteten Protoplasma, während alle sonstigen Einlagerungen, unter ihnen vor allem die flüssigen Wabeninhaltsmassen, von den Stellen lokaler Kohäsionssteigerung der Wandsubstanz in dem entstehenden Kohäsionsdruckgefälle abgedrängt werden. Die Zusammenscharung der Fischelschen Körnchen entspricht demgemäss genau den lokalen Verdichtungen, welche der Zellleib während der Zellteilung mechanisch erleidet; aus den verdichteten Protoplasmateilen sind alle anderen Substanzen herausgedrückt, die Fischelschen Körnchen haben sich aber in ihnen gehalten und erscheinen natürlich jetzt dichter zusammengelagert, da die Plätze der fort-

gedrückten Substanzen in den verdichteten Strecken nunmehr nur von ihnen und dem verdichteten Protoplasma eingenommen werden.

Das Abrücken der Fischelschen Körnchen aus der Äquatorialebene der Zelle zur Zeit der Entstehung der Einschnürungsfalten kommt dadurch zustande, dass zu dieser Zeit der Kernsaft in die Äquatorialgegenden ausgepresst wird, dessen Übertritt in die Zellleibwaben natürlich die Fischelschen Körnchen wieder auf grössere Räume verteilen muss, sodass ihre dichte Zusammenscharung hier verschwindet. Der Auspressungsakt aus der Kernspindel und die im Wabenmechanismus durch den Zug der Sphären bedingte Ansammlung besonders dünnflüssiger Substanz in der nächsten Umgebung des Spindeläquators wird dann unter Heranziehung der Bütschlischen Gelatinespindeln und unter Benutzung des von Rhumbler hergestellten Gumminetzmodells (oben pag. 606) eingehender demonstriert. Bei künstlich erzeugten Gelatinespindeln finden sich im Äquatorialgebiet rings um die Spindel herum, also gerade da, wo die Fischelschen Körnchen während der Bildung der Scheidewand abrücken, besonders lichte durchscheinende (d. h. gelatinearme wasserreiche) Räume, die Bütschli schon aufgefallen sind ([98], pag. 159) und die Rhumbler in Wiederholung der Bütschlischen Versuche manchmal direkt mit wässeriger Flüssigkeit erfüllt, von der übrigen Gelatine abgesetzt, findet. Bei dem Gumminetzmodell, das durch Zug an zwei Stellen eine Spindel zur Ausbildung gebracht hat, finden sich an denselben Stellen der Bütschlischen hellen Räume die Netzmaschen besonders gross, besonders auseinander gezogen, während die Netzmaschen innerhalb der Spindel fest aufeinander gepresst sind; daraus folgt, dass die Zugwirkungen im Spindelmechanismus nicht bloss Kernsaft aus dem Kern in die Bütschlischen Räume gewaltsam hineinpressen, sondern dass die Maschen dieser Räume gleichzeitig eine Saugkraft auf den Kernsaft ausüben, sodass die Kernsaftabgabe wieder unter einem Minimum von Kraftaufwand, wieder durch mehrere Faktoren und wieder unter mehrfacher Sicherheit vor sich geht, was die Druckkraft nicht leistet, kann die Saugkraft vollbringen und umgekehrt, normalerweise arbeiten beide zusammen und jede hat nur halbe Arbeit zu leisten. Diese Überlegungen stimmen mit Fischels Befunden, mit Bütschlis Gelatinespindeln und mit dem Gumminetzmodell also gleichgut zusammen.

Houssay (98)[1]) glaubt die Annahme machen zu dürfen, dass die während der indirekten Zellteilung auftretenden Protoplasmastrahlen senkrecht zur Zelloberfläche stünden. Bei der elliptischen Form, welche kugelige Zellen vor ihrer Durchteilung anzunehmen pflegen, würden die Strahlen infolge-

1) Anat. Anz. Bd. 14. 1898. pag. 305—310; leider im Litteraturverzeichnis vergessen.

dessen die Figur einer Evolute im Innern der Ellipse erzeugen. (Als Evolute einer Ellipse bezeichnet man die vierzipflige Kreuzfigur, welche durch die konsekutiven Schnittpunkte aller Senkrechten auf die Ellipsen-Peripherie gebildet wird; die Zipfel des Kreuzes heissen Rückkehrpunkte.) Verf. erkennt in den Polen der Kernspindel zwei der Rückkehrpunkte; der dritte liegt im Kern und ist deshalb unsichtbar, während der vierte nur bei Triasterbildungen zur Anschauung kommt, in der Regel aber durch die Nachgiebigkeit des Protoplasmas an der betreffenden Stelle keinen sichtbaren Ausdruck erhält. Das Sichtbarwerden der Rückkehrpunkte hängt nämlich von dem Sichtbarwerden der Strahlen ab, und dieses tritt durch Wabendehnung nur da ein, wo der Wabenverlagerung Widerstand entgegengesetzt wird. Houssay stellt sich dementsprechend vor, dass in den Zellen eine Osmose in zwei Richtungen stattfindet, nämlich eine, welche von der Aussenumgebung der Zelle in das Innere gewendet ist und deren Strömungen deshalb senkrecht auf die Innenseite der Zelloberfläche gerichtet sein müssen; und eine zweite, welche innerhalb der Zelle in entgegengesetzter Richtung, d. h. von den inneren Teilen der Zelle nach deren Peripherie hin verläuft; die Konvergenz der endosmotischen und die Divergenz der exosmotischen Kräfte haben die Entstehung der Strahlungsfiguren zur Folge; und sie müssen senkrecht zur Peripherie gerichtet sein, Die vielfache Schneidung der Senkrechten an den Rückkehrpunkten der Evolute muss einer Dehnung der Waben nach allen Richtungen hin entsprechen, hier (also an den den Sphären entsprechenden Stellen) müssen daher die Waben zerrissen und in unendlich kleine Kügelchen zerstäubt werden. (Diese unendlich kleinen Kügelchen sollen offenbar in ihrer Zusammenhäufung dem verdichteten Sphärenplasma entsprechen; die nicht zerrissenen Waben des übrigen Zellinhaltes müssen ja natürlich weniger dicht erscheinen.) Dem Centrosom kommt dabei keine Bedeutung zu. Houssay glaubt (mit Watase), dass es kleinen Chromosomen gleichwertig ist, die an den Kantenwinkeln der Waben anhängen und sich bei der Zerreissung der Waben an den Rückkehrpunkten zu einer grösseren Masse zusammenhäufen.

Abgesehen von dieser Auffassung des Centrosoms, die wenig Zustimmung erfahren wird, kann die Houssaysche Theorie auch nur für vereinzelte Fälle angewendet werden, sie versagt z. B. schon für fast alle Strahlen bei der Richtungsteilung der Eier, wo die überwiegende Mehrzahl der Strahlen unmöglich dauernd senkrecht auf die Eiperipherie gerichtet sein können. Für die elliptische Form, welche die Zellen oft vor ihrer Teilung annehmen, reicht sie auch nur teilweise aus, man wird aber auch da, wo sie stimmt, vor der Annahme zurückscheuen, dass die senk-

rechte Lage der Strahlen zur Zellperipherie durch von aussen kommende Diffusionsströme bewirkt werde. Dass die Theorie hier stellenweise stimmt rührt einfach daher, dass durch die von dem Centrosom eingeleitete Protoplasmaverdichtung thatsächlich in konvergenter centripetaler Richtung Protoplasma zusammengezogen und in divergenter centrifugaler Richtung Flüssigkeitströpfchen und sonstige Einlagerungen weggestossen werden. Diese entgegengesetzten Stoffbewegungen können aber nie und nimmer das einfache Werk von Diffusionserscheinungen sein. Wie sollte Diffusion für sich allein so zähflüssige Massen centralwärts in Bewegung setzen[1])! Die senkrechte Lagerung der nach dem Verdichtungscentrum hingerichteten Protoplasmastrahlen zur Zellperipherie, ist da, wo sie überhaupt vorhanden ist, einfach darauf zurückzuführen, dass die unter Verdichtung zusammengezogenen Plasmamassen natürlich stets den kürzesten Weg einzuhalten suchen, also sich mit ihrem der Zellperipherie zugekehrten Ende senkrecht auf die Peripherie zu stellen streben; in wie weit sie das zu Wege bringen, hängt aber ganz davon ab, ob es die Lagerung der umgebenden Protoplasmateile — gestattet; auch in dem von M. Heidenhain zuerst konstruierten und dann von Rhumbler modifizierten Zellteilungsmodell streben die die Strahlen vertretenden Gummischnüre sich senkrecht zu dem die Zellenmembran markierenden peripherischen Gummireifen einzustellen (Rhumbler [97] Fig. 7 und Fig. 10, pag. 671 und 675). Das Richtige der Houssayschen Theorie verträgt sich also durchaus mit unseren seither vertretenen Anschauungen, und letztere gelten auch da, wo das Houssaysche Prinzip versagt.

In einer weiteren Arbeit behandelt Rhumbler die Pigmentverteilung im Amphibienei und in den frühembryonalen Zellen desselben (99c).

Die Pigmentkörnchen der Amphibieneier verhalten sich ganz wie die Fischelschen Körnchen im Echinodermenei (cf. oben pag. 611), d. h. auch sie werden infolge ihrer Kleinheit und Adhäsion nicht von Stellen höheren Druckes im Plasmawabengerüst weggestossen, sondern verharren daselbst, während alle anderen Einlagerungen in dem Druckgefälle abwandern. Das Druckgefälle braucht kein Verdichtungsgefälle zu sein; es genügt dass sich ein Fremdkörper von grosser Adhäsion in dem Wabengerüst der Zelle fortbewegt, um durch Nachziehen der an ihm haftenden Wabengerüstteile Dotter- und Wabeninhaltsmassen aus den nachgezogenen Plasmateilen herauszupressen. Die Mechanik der entstehenden Zug- und Druckverhältnisse wird wieder an dem oben erwähnten Gumminetzmodell

[1]) Dass während der Zellteilung die Zellen sehr häufig Flüssigkeit aus ihrer Umgebung in sich aufnehmen, hält auch Referent nach seinen empirischen Erfahrungen fürsehr wahrscheinlich. Diese Diffusion kann aber nicht die direkte Urheberin der Strahlung sein.

demonstriert. Die Pigmentstrasse, welche bekanntlich das eindringende Spermatozoon im Amphibienei als Marschspur hinter sich lässt, ist nichts anders als eine derartige Verdichtungsspur in der das Wabenwandgerüst mit seinen Pigmentkörnchen dicht zusammengerückt ist und alle anderen Einlagerungen aus sich herausgedrängt hat. Zum Beweise der Richtigkeit dieser Behauptung werden künstliche Pigmentstrassen in der durcheinander gemengten, also vitaler Organisation beraubten Eimasse fast reifer Froscheier (Rama fusca) dadurch erzeugt, dass kleine Luftbläschen, welche mit der durcheinander gerührten Eimasse zusammen rasch unter das Deckgläschen gebracht worden sind, durch einseitigen schwachen Druck auf das Deckgläschen fortbewegt werden. Jedes der in der, durch den schwachen Druck selbst nicht fortbewegten Eimasse, selbstthätig fortwandernden Luftbläschen zieht eine deutliche Pigmentstrasse nach sich; diese künstlichen Pigmentstrassen erscheinen auch da, wo die Eimasse nur wenig Pigment erkennen lässt und sind erstaunlich dunkel, sie entsprechen durchaus an Intensität den natürlichen Pigmentstrassen, wie die der Arbeit beigegebenen Mikrophotographieen zeigen werden.

In Gummi arabicum, das man mit Russ versetzt hat, lassen sich durch gleichartig fortbewegte Luftblasen begreiflicherweise keine Pigmentstrassen erzeugen, weil hier die Substanzen fehlen, die aus der Zugstrasse herausgedrängt werden könnten; dagegen erscheinen die Pigmentstrassen mit gleicher Schärfe, wie gleichfalls an einer Mikrophotographie gezeigt wird, sobald man eine wabige Öl-Gummi-arabicum-Emulsion als Medium verwendet. Doch empfiehlt es sich hierbei Indigo anstatt Russ zuzusetzen, weil der Russ nicht in dem Wandsystem verharrt, sondern in die Wabenräume selbst, in das Öl also übertritt, zu dem er eine grosse Adhäsion besitzt.

Die Pigmentrinde am oberen Eipole ist einmal der besonderen Protoplasmaanhäufung am oberen Eipole, dann aber auch dem Umstande zuzuschreiben, dass das Protoplasma der Oberfläche nochmals durch die Einwirkung des äusseren Mediums verdichtet wird, sodass eine ziemlich scharf abgesetzte, besonders dunkle Pigmentrindenschicht zustande kommt. Bei den Zellteilungen schart sich das Pigment den Fischelschen Untersuchungen am Echinodermenei entsprechend um Kern und Kernhantel herum zusammen, um nach Ablauf der Zellteilung beim Ausgleich der Dichtigkeitsunterschiede wieder auseinanderzutreten.

Die Anordnung der von Roux (96) während der Selbstzusammenfügung der Furchungszellen beobachteten Pigmentzusammenhäufungen erklärt sich daraus, dass die Zellen mit Flächen niederer Spannung während des Cytotropismus zusammengetreten sind. Die niedere Spannung wird wahrscheinlich durch gegenseitigen Stoffaustausch dadurch hervorgebracht,

das mechanisch nur Stoffe von grosser Adhäsion ausgetauscht werden können und diese müssen bei ihrem Übertritt die Oberflächenspannung herabmindern. Die aneinander gelagerten Flächen haben die niederste Spannung und sind deshalb die pigmentärmsten; die freien Zellflächen besitzen grössere Spannung[1]) und sind deshalb pigmentreicher.

Aus der Pigmentverteilung in den verschiedenen Zellen von Schnitten durch solche Eier, welche vor ihrer Konservierung unter mässigem Druck hin- und hergewälzt worden sind, lässt sich schliessen, dass der Cytotropismus (Roux [94]) die Zellen wieder in die richtige Lage bringt. Dementsprechend entwickeln sich solche Eier nach der Misshandlung zu normalen Larven, wenn man sie in normale Verhältnisse zurückbringt. Gemeinsame Austauschgeschäfte halten die zusammenarbeitenden Zellen cytotropisch zusammen und können sie wieder zusammenführen, wenn sie durch künstliche Eingriffe von einander getrennt wurden. Bei der Gastrulation und sonstigen Einstülpungen von Zellplatten findet sich eine deutliche Pigmentzusammenhäufung auf der dem Einstülpungslumen zugewendeten Seite der Zellen. Hier herrscht also der grössere Druck. Dieser Druck erklärt sich daraus, dass die eingestülpten Zellen aus dem Einstülpungslumen begreiflicherweise weniger Stoffe beziehen, als von den unterliegenden Zellen, gegen die sie sich einstülpen. Der höhere Druck auf der Einstülpungsseite weist aber mit zwingender Gewalt darauf hin, dass jede an der Einstülpung beteiligte Zelle für sich allein schon Einwanderungsstreben besitzt und dass jede Zelle für sich die Form eines Gewölbsteins anzunehmen strebt, die für sich allein schon im Zusammenhang mit den übrigen Zellen zur Einstülpung führen muss. Auch der Einstülpungsprozess ist demnach offenbar das Produkt mehrerer mechanischer Faktoren, auch für ihn gilt das Prinzip vom „Minimum des Kraftaufwandes“ und von der „mehrfachen Sicherheit“, auf deren Vorhandensein bei der Zellteilungsmechanik so oft hingewiesen wurde.

Bei Ausstülpungen tritt eine Pigmentzusammenhäufung auf den der Ausstülpung abgewendeten Zellseiten ein. Die hintere Zellwand drückt die Zellen nach vorn; auch hier liegt die ausstülpende Kraft nicht bloss in verschieden intensivem Wachstum an einander stossender Zellplatten, sondern auch in jeder sich an der Ausstülpung beteiligenden Zelle selbst.

Die Auseinandersetzungen gelten nur für frühembryonale Zellen mit noch nicht fester Zellmembran.

Auch bei Strahlungen, die man durch Abkühlung von Luftblasen innerhalb der Eierstockseimasse künstlich erzeugen kann, findet sich das

---

[1]) Die grössere Spannung (= Kohäsionsdruck in der Oberfläche) drückt auch hier wieder Enchylema und Dotter fort, während das Pigment gehalten wird.

Pigment in dem um die Luftblase herum „verdichteten" Gebiet besonders zusammengehäuft. In den Luftbläschen solcher künstlichen Strahlungen können fädige pigmentlose Strahlungen nach einigen Tagen entstehen. Die Eimasse ändert sich so, dass das einstmalige Hyaloplasma seine grosse Adhäsion zum Pigment verloren hat, und wie früher bloss Enchylema und Dotter nunmehr auch das Pigment bei seiner Verdichtung zurückdrängt.

Morgan (99) hat folgendes durch Experimente festgestellt. Wenn man unbefruchtete Seeigeleier (Arbacia) in Seewasser mit einem Gehalt von 1,5 % NaCl oder 3,5 % $MgCl_2$ legt, erscheinen artifizielle Astrosphären. Diese künstlichen Astrosphären sind nach des Referenten Ansicht darauf zurückzuführen, dass durch die Zufügung der osmotisch wirksamen Salze lokale Protoplasmaverdichtungen im Eileib eintreten, welche dann das umgebende Wabengerüst des Plasmas zu Strahlen zusammenziehen.

Werden die Eier aus der Salzlösung herausgenommen und in gewöhnliches Meerwasser zurückgebracht, so tritt eine Teilung des Eies, gewöhnlich in mehrere Teile, ein, bei welcher die künstlichen Astrosphären die Chromosomen in verschiedene Teile des Eies hineintransportieren. Die Teilungen können sehr ungleich im Ei verteilt sein, sie hängen von der Lage der neugebildeten Kerne ab, sollen aber — merkwürdigerweise — ohne jede Beziehung zu Zahl und Lage der artifiziellen Astrosphären sein. Wie soll das möglich sein? Wenn die Astrosphären die neugebildeten Kerne transportieren, und die Kerne die Lage der Teilungswände bestimmen, so stehen doch auch die Astrosphären zu den Teilungen in Beziehung. Diese mitgeteilte Auffassung des Autors sowie ähnliche Erfahrungen an befruchteten Arbaciaeiern und unbefruchteten Eiern von Nemertinen (Cerebratulus), die ebenso aufgefasst werden, lassen Morgan unter anderem zu dem Resultat kommen, „dass auch im normalen Ei Astrosphären und Strahlungen sich nicht an der Teilung des Protoplasmas beteiligen". „Infolgedessen ist die „mechanische" Hypothese von Heidenhain, Rhumbler und anderen Autoren nicht nötig." Referent muss gestehen, dass er über dieses Resultat sehr verblüfft war. Als er die Figuren der Abhandlung sah und den Erfolg der Experimente durchlas, glaubte er überall nur auf treffliche Bestätigungen auf, aus seiner Theorie folgenden, Selbstverständlichkeiten zu stossen. Wie gross sind doch die Interpretationsunterschiede bei verschiedenem Standpunkt.

Morgan arbeitet mit „Reizen"; er bezeichnet das Phänomen als ein „vitales"; ich bezeichne es als ein mechanisches und suche die Eigenheiten der Vitalität nur in der klar zu stellenden Eigenheit des Mechanismus. „Reize" und „vital" sind wenig sagende Gummibegriffe, die sich in jedem Fall nach Belieben ziehen lassen, physikalische Gesetzmässigkeiten gestatten

das nicht, und scheinen mir darum empfehlenswerter. Dass die künstlichen Astrosphären nicht ohne Einfluss bei der Eizerteilung sind, scheint mir doch aus den Figg. 7, 8, 26, 27 bei Morgan, d. h. aus allen Figuren, welche die Eizerklüftung darstellen und in denen die künstlichen Strahlungen überhaupt sichtbar sind, deutlich hervorzugehen[1]). Dass ausser der Thätigkeit der Astrosphären zur Bildung von echten Zellscheidewänden auch die Kerne bei der Zellteilung notwendig sind, um die nötigen Kernsubstanzen für das notwendige gesteigerte Membranwachstum zu liefern, das habe ich ja immer behauptet (vergl. auch oben 610).

R. Hertwig (98) kommt durch seine eingehenden Untersuchungen „über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhornii" zu folgender Anschauung über die Zellteilung: „Ich betrachte daher Attraktionssphären und die davon ausgehenden Radien als Ausdruck einer und derselben Kraftwirkung, einer Kontraktion des netzförmig angeordneten Fadenwerks des Protoplasma. Die Kontraktion wird ausgelöst durch einen im Centrum der Strahlung gelegenen Körper, zumeist wohl durch ein Centrosoma, vielleicht aber auch in manchen Fällen durch den Kern selbst, resp. die Spitzen von Spindeln. Unter Annahme einer netzförmigen Struktur des Protoplasma ist es leicht verständlich, dass beim Eintritt der Kontraktion eine Sphäre entsteht. Ausser den radialen Zügen, welche naturgemäss bei der Kontraktion am meisten in den Vordergrund treten, existieren ja auch noch quer verlaufende Verbindungen, wie sie von vielen Beobachtern, Wilson (95), Doflein (97) und von mir (96) selbst abgebildet worden sind. Die Verkürzung derselben muss erheblich dazu beitragen, die Dotterkörnchen nach der Peripherie zu verdrängen . . . . Nach meiner Meinung gehört die Attraktionssphäre in die Kategorie weit verbreiteter Erscheinungen, dass da, wo eine Kontraktion im Protoplasma beginnt, diese sich durch „homogenes" Aussehen der betreffenden Stelle zu erkennen giebt. Als Beispiel nenne ich die Bildung von Amöbenpseudopodien, welche bekanntlich mit einer Anhäufung homogenen Plasmas beginnt. Zieht sich an der betreffenden Stelle das Reticulum zusammen, so müssen die passiven Teile (Körnchen etc.) verdrängt werden."

Man wird kaum verkennen, welche grosse Übereinstimmung zwischen dieser Anschauung R. Hertwigs und der vom Referenten vertretenen herrscht; nur der Ausgangspunkt dieser Auffassungen ist verschieden, R. Hertwig vertritt eine retikuläre Protoplasmastruktur, ich bin von dem Wabenbau des Protoplasmas überzeugt. Ich bezweifle keinen Augenblick,

---

[1]) Nötigenfalls bin ich gern bereit, die Morganschen Figuren auf Grund meiner Theorie durch meine Modelle wiederzugeben; es wäre mir aber lieb, wenn mir der dazu nötige Zeitaufwand erspart bliebe.

dass R. Hertwig wirklich in seinen Präparaten ebenso wie die meisten anderen Forscher nur Netzstruktur sieht; ich bin selbstverständlich auch unbedingt dafür, dass man die Dinge nur so schildert, wie man sie sieht; nicht wie man sie nach einigen Grundannahmen eigentlich zu sehen erwarten sollte. Ich zweifle aber nicht, dass die Netzstruktur des abgetöteten Protoplasmas nicht die ursprüngliche des lebenden Protoplasmas, sondern ein Konservierungsprodukt ist; und diese Auffassung als Konservierungsprodukt ist nicht die übliche Bequemlichkeitsabwehr, die alles für „anormal" oder „Konservierungsprodukt" ausgiebt, was in eine vertretene Anschauung nicht hineinpasst, sondern sie ist auf die Erfahrung basiert, dass Schäume während der Gerinnung fast regelmässig zu Fäden und netzigen Gerüsten zusammenstürzen, und dass andererseits die Leistungen der Zellen bei einer Aktion der Fäden mechanisch überhaupt nicht zu erklären wären, während der alveoläre Bau der Zelle ohne weiteres eine mechanische Erklärung der verschiedenartigsten Lebenserscheinungen zulässt. Vergesse man also nicht, dass man bei Beobachtungen an Schnitten und konserviertem Material stets Gerinnungsprodukte vor sich hat, von denen es sehr unwahrscheinlich ist, dass sie die Konstitution des ursprünglichen Protoplasmas genau wiedergeben. Wo sich bei der Konservierung Wabenbau erhält, muss dieser jedenfalls als der ursprünglichere angesehen werden, seine Elemente sind kleiner, und Wabenbau kann leicht zu Faden- oder Gerüstbau gerinnen, während Faden- oder Gerüstbau aller Voraussicht nach nicht zu Wabenbau gerinnen kann. Referent hält es mechanisch nicht für möglich, dass durch Kontraktion eines fädigen oder netzigen Gerüstwerkes die Entstehung der Protoplasmaverdichtungen und die damit verbundene Abdrängung der Zelleinlagerungen erklärt werden kann. Die Einlagerungen müssten bei der Kontraktion des Gerüstes zwischen die Gerüstteile festgeklemmt aber nicht fortgedrängt werden.

Nachtrag bei der Korrektur.

A. Fischer, „Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas". Jena 1899. 362 pag. 21. Fig. im Text und 1 Tafel.

Eine merkwürdige Mischung von unbestreitbar hervorragenden Leistungen, von oft hämisch gehaltenen und nicht genügend begründeten

Ausfällen gegen andere Forscher und von offenkundigen Irrtümern. Hier soll nur dasjenige eingehender hervorgehoben werden, was unsere seitherigen Erörterungen tangiert.

Zu unseren Auseinandersetzungen stimmen folgende Feststellungen Fischers. Das Protoplasma ist zähflüssig, nicht fest — weder im ganzen noch im einzelnen, von etwa vorhandenen festen Einschlüssen natürlich abgesehen. Die Granula-, die Gerüst- und Filar-Massen sind vorwiegend, wenn auch vielleicht nicht immer Gerinnungsprodukte, Artefakte der Konservierung und bilden nicht die Elemente einer Elementarstruktur des Protoplasmas. Der Nachweis hierfür wird dadurch beigebracht, dass aus Eiweisspräparaten der verschiedensten Art mit denselben Konservierungsmitteln, welche zur Abtötung des Protoplasmas üblich sind, ähnliche Granula und Gerüste künstlich erzeugt und auch unsere Färbungsmethoden an diesen Gerüsten geprüft und eingehend in ihren Wirkungen analysiert werden. In den bezüglichen Abschnitten liegt der Hauptwert des Buches. Der unseren Fixierungs- und Färbungsmethoden innewohnende seither unerkannte Sinn und Verstand wird aufgedeckt.

„Durch Fällung kann Schaumstruktur niemals erzeugt werden“ (pag. 282).

Unsere Auseinandersetzungen stimmen zunächst mit Fischer nicht überein darin, dass, trotzdem auch die Wabenstruktur zum weitaus grössten Teil ein Kunstprodukt sein soll, das durch Entmischungsvorgänge während der Konservierung entstehen soll.

Das Protoplasma sei nicht „monomorph“, sondern „polymorph“, also nicht allwärts gleichgebaut, sondern in seinen verschiedenen Teilen verschieden beschaffen. Die Polymorphie wird an Hand der homogenen Hautschicht des Plasmas, welche sich vom Körnerplasma deutlich abhebt und weiter an den granulären Bildungen demonstriert, zu denen Nukleolen, Körnchen der Kerne, Chromosomen und die Mikrosomen des Zellleibes gezählt werden, also an den histologischen Komponenten der lebenden Zellbestandteile, natürlich nicht der paraplasmatischen leblosen Zelleinlagerungen. Diese Polymorphie wird niemals bestritten werden können, und auch das hält Referent für unbedingt wahrscheinlich, dass die einzelnen Teile des lebenden Protoplasmas ein und derselben Zelle durchaus nicht alle chemisch und physikalisch gleichwertig sein werden, dass also auch in Beziehung auf die chemische Komposition eine Polymorphie innerhalb ein und derselben Zelle kurzweg im Protoplasma herrscht; aber eins scheint ihm sicher und wird anerkannt werden müssen: wie die lebende, in steter Umsetzung begriffene Substanz in all ihren Einzelteilen des Sauerstoffes bedarf und Kohlensäure produziert, so kann sie auch des Wassers nicht

entbehren. Wasserloses Protoplasma giebt es nicht. Der flüssige Zustand des Protoplasmas hängt ganz gewiss, wie sich gleich zeigen wird, mit dem Wassergehalt desselben in engstem Konnex. Dass das Wasser nicht intermolekulär dem Protoplasma interpoliert sein kann, dass das Protoplasma sozusagen kein Protoplasma-Hydrat ist, ist so gut wie sicher. Man kann bei vorsichtigem Vorgehen das Wasser aus dem Protoplasma durch genügende Abkühlung ausfrieren lassen, ohne dass letzteres zu Grunde geht (gefrorene Frösche, Pflanzen, gefrorene Nerven). Nach vorsichtigem Auftauen arbeitet das Protoplasma bekanntlich wieder in alter Weise. Gehörte das Wasser zur Molekularstruktur, so wäre das kaum denkbar, weil die Molekularstruktur dann zerstört sein müsste. Auch der sehr schwankende Wassergehalt des Protoplasmas spricht gegen die Beteiligung des Wassers an dem Aufbau der Moleküle des Protoplasmas. Grössere sichtbare Wassermengen sammeln sich stets als abgegrenzte Tröpfchen (cf. Vakuolen) im Protoplasma an; man kann keinen Grund dafür ausfindig machen, warum kleinste, kaum sichtbare Wassermengen sich nicht ebenso verhalten sollten. Und in kleinsten Portionen muss das an sich in der Regel nicht sichtbare Wasser innerhalb des Protoplasmas verteilt sein. Das Protoplasma hat bekanntlich stets einen, wenn auch manchmal nur sehr geringen milchweissen Anhauch, der ja oft genug in den Lehrbüchern unbestrittene Erwähnung gefunden hat. Dieser milchweisse Hauch ist offenbar der feinen Verteilung des Wassers (natürlich nicht reinen Wassers, sondern dünner, wässeriger Lösungen) innerhalb des Protoplasmas zuzuschreiben, wie nachfolgender Versuch beweisen dürfte. Lässt man irgendwelche Eisubstanz, Hühnereidotter, Frosch- oder Triton-Eimasse oder sonst protoplasmareiche Zellmasse eintrocknen, so verschwindet der milchweisse Hauch und die Masse wird fest und durchsichtig wie Glas, das nur durch das etwa vorhandene Pigment etwas farbig erscheint[1]).

Es kann hier doch nur die Wasserverdunstung am Deckglasrande sein, welche die Zellmasse verglast, den Milchhauch fortnimmt und gleichzeitig die vorher zähflüssige Masse festmacht. Gelatine, oder Kanadabalsam, oder Schellacklösung, die man angehaucht und dadurch mit kleinen Wassertröpfchen untermengt hat, verhalten sich ja ebenso.

[1]) Das Glasigwerden beginnt am Deckglasrande und setzt sich von hier aus im Verlauf weniger Wochen durch das ganze Präparat hindurch fort. Man sieht den Unterschied zwischen Deckglasrand und Innenmasse in den ersten Tagen schon mit blossem Auge; am Rande durchsichtiges farbiges Glas, im Centrum Milchglas von derselben Farbe; am Rande kann man durch das Präparat hindurch auf weite Entfernung Schriftstücke lesen, im Centrum nicht. Eine Zersetzung oder ein Faulwerden tritt nicht ein; auch werden die Präparate, die nicht feucht liegen dürfen, von Bakterien nicht oder nur ausnahmsweise belästigt. Die Substanz am Deckglasrande trocknet sehr rasch zu einer Schutzkruste ein.



Sind aber die Tröpfchen der wässerigen Lösungen, wie es die ursprüngliche Ausdehnung des Milchhauches über das ganze Protoplasma verlangt, überall verbreitet, so ist darin die Grundlage zu einer Elementarstruktur, und zwar bei dichtester Lagerung der Tröpfchen einer feinsten Wabenstruktur gegeben.

Nägeli hat zwar aus der Erkenntnis, dass das Protoplasma allenthalben Wasser enthalten muss, seine hypothetischen Protoplasma-Einheiten, die „Micellen", mit Wasserhüllen ausgestattet. Diese Theorie hat viel Anhänger gefunden. Ich frage aber, ist es nicht um vieles wahrscheinlicher, dass das Wasser nicht als Rahmen um die hypothetischen kleinsten Protoplasmapartikelchen, die hierdurch in Diskontinuität geraten, sondern dass es in Form dichtgedrängter kleiner Tröpfchen im Protoplasma verteilt ist, dessen Kontinuität auf diese Weise nicht gestört wird. Kann man sich überhaupt vorstellen, dass das Wasser die Protoplasmateilchen fest genug zusammenhalten könnte? Um kapillare Zusammenpressungen durch das Wasser, die ja recht kräftig zu wirken vermögen, kann es sich deshalb nicht handeln, weil eine dritte Grenzschicht fehlt, die zu kapillaren Attraktionswirkungen stets nötig ist[1]).

Protoplasmateilchen im Wasser ähneln wieder — sit venia verbo — einer Graupensuppe, die man höchstens durch gegenseitige Reibung der Graupenkörner bei dichtester Lagerung zu einem Brei, aber niemals zu einer zähflüssigen Flüssigkeit umgestalten kann. Die graduelle Abnahme der Zähigkeit von Protoplasma und Kolloiden bei Zunahme des Wassergehaltes bezw. der wässerigen Lösungen erklärt sich nach unserer Auffassung einfach folgendermassen, je mehr Wassertropfen je dünner natürlich die kohärenten Wände und destoweniger zäh das Gemisch. Dabei ist zu bedenken, dass sich auch im lebenden Protoplasma die Wahrscheinlichkeit der Wabentheorie durch das Streifigwerden desselben, sobald es nach einer Richtung fliesst und durch andere (oben pag. 558 diskutierte) Erscheinungen, überzeugend darthun lässt. Wie brauchbar die dem Wabenbau inhärente Mechanik war, lässt sich daraus schliessen, dass auch die Einheiten höherer Ordnung, die Zellen, noch nach dem gleichen System gebaut sind; die Zellen sind in mechanischer Rücksicht grossen Waben äquivalent. Auch das begreift sich leicht, dass bei den Einheiten von abermals höherer Ordnung, bei den Organen, das Wabenschema schliesslich verlassen werden musste; ein Herz, eine Lunge und dergl. lässt sich nicht mehr wie die Zelle einer Wabe mechanisch vergleichen. Das mecha-

---

[1]) Z. B.: Wasser-Kapillarröhre-Luft beim bekannten Kapillarröhrchenversuch, oder Öloberfläche-Steinchen-Alkohol bei meinen obenerwähnten künstlichen Tropfengehäusen u. dgl. m.

nische System der Waben erhält seine Spannungen (und damit seine Leistungsfähigkeit bei lokalen Veränderungen im System) durch die Oberflächenspannungen zwischen Inhalt und Wandmasse der Waben. Die Oberflächenspannungen sind dem Krümmungsradius der Oberflächen umgekehrt proportional, je kleiner also die Wabeninhalte, desto grösser die Leistungsfähigkeit des Schaumes und umgekehrt, je grösser die Waben, desto geringer (natürlich bei sonst gleichen Verhältnissen) ihre Leistungsfähigkeit. Oberhalb einer gewissen Grössenordnung, welche im ganzen durch die Maximalgrösse der Zellen gegeben sein dürfte, ist der Wabenmechanismus nicht mehr brauchbar, weil die Oberflächenmechanismen jetzt zu schwach sind, um die Verlagerung der zudem noch voluminöseren Massen besorgen zu können. Die Harnblase vermag sich nicht mehr wie die pulsierende Vakuole unter Einfluss der Oberflächenspannung ihres Inhaltes zu kontrahieren, sie bedarf dazu besonderer kontraktiler Wandelemente und dergl. mehr; das ist kein Zufall, sondern mechanisches Postulat.

Fischer fragt, wie sollen denn die Wabenwände beschaffen sein? Hierauf ist zu antworten: vielleicht wieder aus Waben oder aber aus Molekülen; beides ist möglich; der geschilderte Mechanismus bleibt bei beiden Eventualitäten in Kraft. Fischer verneint auch den Wabenbau der Gelatine, den bekanntlich Bütschli und ich zur Nachahmung der Astrosphäre benutzt haben, vornehmlich weil die Diffusion von Salzen in der Gelatine fast ebenso rasch wie im Wasser vor sich geht. Diese Thatsache bleibt auch bei jeder anderen Struktur der Gelatine wunderbar, da man doch annehmen sollte, dass die wandernden Salzmoleküle in der zähen Gallerte beträchtiche Reibung erfahren müssten, wie im Speziellen auch die Mikrostruktur der Gallerte beschaffen sei. Etwas mehr oder etwas weniger unerklärlich spielt hierbei keine Rolle. Nur „erklärlich“ und „unerklärlich“ wäre ausschlaggebend.

Ich werde also nach wie vor die Wabentheorie vertreten.

Ein Irrtum von Fischer ist es entschieden, wenn er aus der Gewichtsberechnung der Chromosomen schliesst, dass es der Zelle ein Leichtes sein müsse, die natürlich äusserst leichten Chromosomen zu verlagern. Die Zellmechaniker, darunter auch Referent, thäten, als ob es sich um die Bewegung von Baumstämmen handle. Mit demselben Rechte könnte man behaupten, es müsste ein Leichtes sein, die Erde aus ihrer Bahn zu heben, denn sie sei nur ein Stäubchen im Weltall. Das Gewicht der Chromosomen kann nur dann über Leichtigkeit oder Schwierigkeit ihrer Fortbewegung Auskunft geben, wenn man die Leistungsfähigkeit der bei der Fortbewegung arbeitenden Kräfte kennt. Die Fortbewegung

der Chromosomen, die der Mensch allerdings vielleicht mit weniger als der Zuckung einer einzigen Muskelfibrille fortschleudern würde, wird für die Zelle selbst eine schwer zu leistende Arbeit sein, denn die Chromosomen erreichen sehr oft eine stattliche Grösse, wenn man die Kleinheit der Zellen berücksichtigt. Hierbei ist noch zu bedenken, dass die „Verteilung des Chromatins auf einzelne Chromosome“ eine sehr ungünstige für den Transport des Chromatins ist. Der Transport wäre viel leichter, wenn das Chromatin zu einer Gesamtmasse zusammengeballt wäre, denn dann wäre die Reibung während des Transportes geringer.

Gern wollen wir Fischer glauben, dass die Protoplasmaströmungen, wie sie ja vielfach innerhalb der Zellen beobachtet, sind ausreichende Kraft für die Verlagerungen der Chromosomen bei der Karyokinese besässen. Ich möchte aber einmal den Verlauf der Ströme aufgezeichnet und beobachtet sehen, welche die komplizierten Umlagerungen des Chromotins rein passiv zu bewerkstelligen vermöchten! Auch damit scheint mir für das mechanische Verständnis der Zellteilungsvorgänge wenig gewonnen, dass man sie mit Fischer für Wachstumserscheinungen hält. Wachstum ist bloss ein anderes Wort für die Volumenzunahme der organischen Substanzkategorieen innerhalb der Zellen, aber keine Erklärung. Das Wachstum muss selbst erst noch mechanisch erklärt werden, und wird sich wohl auch in der Folge in seinen Hauptzügen erklären lassen. Es ist gar nicht zu verwundern, dass Zellteilung, Wachstum und Protoplasmaströmungen bei ihren Substanzverlagerungen im ganzen ähnliche Geschwindigkeiten aufweisen. Es sind eben ähnliche Substanzen und dieselben Kräfte der Oberflächenspannungen, welche in Aktion treten und deren Leistungsfähigkeit nur in bestimmten Grenzen schwanken kann.

Fischer glaubt, dass die Entstehung der Strahlen während der Zellteilung mit Strahlungen verglichen werden können, die er in leblosen, in Holundermarkzellen eingefüllten Eiweisssubstanzen durch die Einwirkung von Gerinnungsmitteln um die Kernreste der Holundermarkzellen herum erzeugen konnte. Diese Strahlen bilden sich wie Krystalldrusen um die Kernreste, welche als Wecker funktionieren, herum aus, während der Gerinnung schiesst Globulit an Globulit strahlig an.

Was sollte ein Zustandekommen der Strahlung auf diese Weise der Zelle nützen? Ein derartiges Strahlengerüst[1]) würde bei seinem Aufbau

[1]) Strahlengerüste, karyokinetische Figuren, Dyaster und Triaster von überraschender Ähnlichkeit mit den analogen Gebilden in der Zelle bilden sich von selbst, wenn man Eidottermasse des Hühnereies mit kleinen Luftbläschen zusammen unter dem Deckglas eintrocknen lässt. Die Luft wird allmählich resorbiert, es tritt eine glashelle Masse an ihre Stelle, in welcher nach mehreren Wochen oder Monaten die betreffenden Gebilde durch Ausfüllung erscheinen. Sie überragen an Ähnlichkeit die Fischerschen Figuren bei weitem.

Arbeit verbrauchen, es wäre nach seiner Vollendung ein mechanisch totes leistungs unfähiges Gebilde und würde beim Abreissen wieder Arbeit verbrauchen; also bloss ein unnützer Energieverschlinger!

Ganz anders verhält es sich mit dem Mechanismus, den ich für die Zellteilung auf Grund der Bütschlischen Wabentheorie aufgestellt habe. Hier setzt sich jede Flüssigkeitsbewegung sofort in Spannkraft um, und diese Spannkraft löst neue Bewegungen mit neuen Spannungen aus, sodass der Prozess nicht eher zur Ruhe kommt, bis Zell- und Kernteilung durchgeführt ist; und zwar durchgeführt ist, wie ich immer mit Modellen gezeigt und mit Nachdruck betont habe, mit einem Minimum von Kraftaufwand mit mehrfacher Sicherheit und unter gleichzeitigem mehrfachem kausalmechanischem Zusammenwirken von mehreren Faktoren, sodass auch der Zellteilungsakt Anpassungfähigkeit durch kausalmechanische Veränderlichkeit erhält.

Für das Verständnis der Zellmechanik wird das interessante Buch Fischers nur dadurch fördernd wirken können, dass es auf dem mechanischen Gebiete Widerspruch erweckt und unser Thema in grössere Bewegung bringt.

---

sind aber trotzdem nicht mit den Zellstrahlen zu analogisieren, wie deutlich aus ihrem starken Polarisationsvermögen hervorgeht, dass den entsprechenden Zellgebilden ganz fehlt. Refer.

XII.

Regeneration und Involution.

Von

D. Barfurth, Rostock.

Litteratur.

1. Argutinsky, P., Über die Gestalt und die Entstehungsweise des Ventriculus terminalis und über das Filum terminale des Rückenmarkes des Neugeborenen. Aus dem anat. Inst. in Berlin. I. Mitteil. Mit 2 Taf. Arch. f. mikrosk. Anat. 52. Bd. pag. 501—552.
2. Altuchow, N. W., Anatomische Untersuchung eines Falles von Polydaktylie. 4 St. Arbeiten d. phys.-med. Ges. zu Moskau. 1895. Nr. 4. (Stiedas Bericht über die Litteratur Russlands. Diese Ergebnisse. 1897.)
3. Alessandri, R., Einpflanzung lebender, erwachsener oder embryonaler Gewebe in einige Organe des Körpers. Policlinico 1897. Nr. 13. Referat im Centralbl. f. allgem. Path. u. path. Anat. IX. Bd. pag. 309.
4. Bard, L., La specificité cellulaire, ses conséquences en Biologie générale. Scientia. Série Biologique. Évreux, Imprimerie de Charles Hérissey.
5. Barfurth, D., Die experimentelle Herstellung der Cauda bifida bei den Amphibien. Verh. d. anat. Ges. in Kiel. 1898. pag. 24—26.
6. Derselbe, Regeneration und Involution. 1897. Ergebnisse d. Anat. u. Entw. 7. Bd. 1898.
7. Beckmann, Heinr., Über einen Fall kongenitaler Knorpelreste am Halse. Inaug.-Diss. München 1897.
8. Beissner, Hans, Die Zwischensubstanz des Hodens und ihre Bedeutung. Mit 1 Taf. Aus dem anat. Inst. in Bonn. Arch. f. mikr. Anat. 51. Bd. pag. 794—820.
9. Behre, K., Zur Frage der Lymphgefäss-Neubildung. Diss. Kiel 1898. 16 pag. 8°.
10. Bethge, Das Blutgefässsystem von Salamandra maculata, Triton taeniatus und Spelerpes fuscus u. s. w. Zeitschr. f. wiss. Zool. 63. Bd. 1898.
11. Biede, A., Über das histologische Verhalten der peripheren Nerven und ihrer Centren nach der Durchschneidung. Wiener klin. Wochenschr. Jahrg. 10. pag. 389—392.
12. Bischof, C. W., Histologische Untersuchungen über den Einfluss des Schneidens der Haare auf ihr Wachstum. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51. pag. 691.
13. Boinet, E., Polydactylie et atavisme. Revue de Méd. V. 18. F. 4. pag. 316.

14. Bordage, Edm., Cas de régénération du bec des oiseaux expliqué par la loi de Lessona. C. R. Soc. Biol. Paris. (10). T. 5. Nr. 25. pag. 733—735. 1898.
15. Derselbe, L'autotomie chez les Phasmides. La Nature 1898. pag. 407—410. Auszug von E. Krause: Prometheus. 9. Jahrg. pag. 634—637.
16. Derselbe, Sur les localisations des surfaces de régénération chez les Phasmides. C. R. Soc. Biol. Paris. (10). T. 5. Nr. 28. pag. 837—838.
17. Brindley, H. H., On the Regeneration of legs in the Blattidae. Proc. Zool. Soc. London 1897. Vol. IV. pag. 903—916.
18. Braun, F., Epiphysis und Hypophysis von Rana. Mit 1 Taf. Zeitschr. f. wiss. Zool. pag. 433—439.
19. Briot, A., Cas de polydactylie chez un cheval. Avec 3 figs. radiogr. C. R. Soc. Biol. Paris (10). T. 5. Nr. 15. pag. 460—464.
20. Bruyne, C. De, Sur l'intervention de la Phagocytose dans le développement des Invertébrés. Couronné par la Classe des sciences dans la séance du 15. décembre 1896. Extrait du tome LVI des Mémoires couronnés et Mémoires des savants étrangers, publiés par l'Académie royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique. 1897.
21. Burckhard, G., Über embryonale Hypermastie und Hyperthelie. 2 Taf. Anat. Hefte. Bd. 8. pag. 525.
22. Byrnes, Miss E. F., Regeneration in Frog-embryo. Abstr. Journ. R. Micr. Soc. London 1898. P. 5. pag. 526.
23. Dieselbe, Experimental Studies on the Development of Limb-Muscles in Amphibia Journ. of Morphol. Vol. XIV. 1898. Mit 3 Taf. pag. 105—140.
24. Dieselbe, On the Regeneration of Limbs in Frogs after the Exstirpation of Limb-Rudiments. With 3 Fig. Anat. Anz. 15. Bd. 1898. pag. 104—107.
25. Carlsson, Alb., Untersuchungen über Gliedmassenreste bei Schlangen. Stockholm 1886. Mit 3 Taf.
26. Clark, Ursprung, Wachstum und Ende des Corpus luteum nach Beobachtungen am Ovarium des Schweines und des Menschen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anatom. Abt. 1898.
27. Derselbe, Ursprung, Wachstum und Ende des Corpus luteum nach Beobachtungen am Ovarium des Schweines und des Menschen. Mit 2 Taf. Arch. f. Anat. u. Phys. 1898. Anat. Abt. II./III. Heft. pag. 85—131, 132—134.
28. Cremazy, Alphonse, De la polydactylie. Toulouse, Berthoumien. 54 pag. 1 pl. 1897.
29. Coutière, H., Note sur quelques cas de régénération hypotypique chez Alpheus. Avec 3 figg. Bull. Soc. Entom. France 1898. Nr. 12. pag. 248—250.
30. Chamayon, Note sur un cas de polydactylie. Gaz. des hôpitaux de Toulouse. Nr. 8. pag. 57—58.
31. Chatin, Joannes, Formes de passage dans le tissu cartilagineux. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 125. pag. 738—740. (Cellules rameuses on anastomosées.)
32. Chiarugi, Giul., Produzione sperimentale di duplicità embrionali in uova di Salamandrina perspicillata. Monit. Zool. Ital. 9 Ann. Nr. 6. pag. 131—136.
33. Cholodkowski, N., Zwei Beispiele von Polydaktylie. Mit 6 Fig. im Text. Arbeiten a. d. St. Petersburger Naturf.-Ges. 27. Bd. pag. 34—50 u. 866—87. (Stiedas Bericht über die Litteratur Russlands. Diese Ergebnisse 1897.)
34. Cornil et Carnot, Reparation des canaux et cavités, processus de régénérations de leurs muqueuses. Presse méd. 1898. pag. 217.
35. Daniel, L., La greffe mixte. Comptes rend. hebd. des séances de l'académie des sciences. T. CXXV. Paris 1897. II. Semestre. pag. 661.
36. Doyon et Martin, Cl., Contribution à l'étude de la régénération osseuse sur l'appareil prothétique interne. Arch. de Phys. Sér. 5. T. 10. Nr. 2. pag. 409.

37. Driesch, H., Über rein-mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. Mit 8 Fig. im Text. Roux Arch. 7. Bd. pag. 65—102.

38. Féré, Ch., Note sur la réaction des poulets aux greffes d'embryons. C. R. Soc. biol de France. (10). T. 4. Nr. 36. pag. 988—900. 1897.

39. Fischel, A., Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei (Fortsetzung). II. Von der künstlichen Erzeugung (halber) Doppel- und Missbildungen. III. Über Regulationen der Entwickelung. IV. Über den Entwickelungsgang und die Organisationsstufe des Ctenophoreneies. Mit 2 Taf. u. 2 Fig. im Text. Roux Archiv. VII. Bd. 1898. pag. 557—630.

40. Derselbe, Über die Regeneration der Linse. Anat. Anz. 14. Bd. pag. 373—380. (Siehe diesen Bericht 1897. pag. 508.)

41. Finotti, Beiträge zur Chirurgie und pathologischen Anatomie der peripheren Nerven. Virchows Arch. Bd. 143.

42. Flexner, Simon, The Regeneration of the Nervous System of Planaria torva and the Anatomy of the Nervous System of Double-headed Forms. With 1 pl. Journ. of Morphol. Whitman. Vol. 14. Nr. 2. pag. 337—344, 346.

43. Forssmann, J., Über die Ursachen, welche die Wachstumsrichtung der peripheren Nervenfasern bei der Regeneration bestimmen. 22 Fig. Beitr. z. path. Anat. u. allg. Path. Bd. 24. pag. 56 - 100.

44. Friedmann, F., Rudimentäre Eier im Hoden von Rana viridis. Mit 2 Taf. Arch. f. mikr. Anat. 52. Bd. pag. 248 - 262.

45. Derselbe, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane. Mit 2 Taf. Arch. f. mikr. Anat. 52. Bd. 1898. pag. 856—891. Aus dem anat.-biol. Institut in Berlin.

46. Fronhöfer, E., Die Entstehung der Lippen-Kiefer-Gaumenspalten infolge amniotischer Adhäsionen. Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat. pag. 724. 1898.

47. Fuerst, E., Über die Veränderungen des Epithels durch leichte Wärme- und Kälteeinwirkungen beim Menschen und Säugetier. Zugleich ein Beitrag zur Theorie der Riesenzellen. Aus dem path.-anat. Institut Zürich. Mit 1 Taf. Zieglers Beiträge. 24. Bd. pag. 415—457.

48. Gadeau de Kerville, H., Sur la furcation tératologique des pattes, des antennes et des palpes chez les Insectes. Avec 2 figg. Bull. Soc. Entom. France. 1898. pag. 93—95.

49. Garrè, C., Über Nervenregeneration nach Exstirpation des Ganglion Gasseri als Ursache recidivierender Trigeminus-Neuralgie. Arch. f. klin. Chir. 59. Bd. Heft 2. pag. 1—14.

50. Gaupp, E., Die Metamerie des Schädels. Diese Ergebnisse. 7. Bd. 1897. pag. 793—885.

51. Göbell, R., Versuche über Transplantation des Hodens in die Bauchhöhle. Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat. 9. Bd. pag. 737—739.

52. Göppert, Ernst, Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien. Mit 2 Taf. u. 5 Fig. im Text. Morph. Jahrb. 26. Bd. pag. 282 ff.

53. Grohe, B., Über Transplantationen von Periostlappen. Med. Verein in Greifswald. 8. Jan. 1898. Deutsche med. Wochenschr. 1898. pag. 118. Vereinsbeilage.

54. Grounann, L., Côte supplémentaire cervicale. 1 Fig. Rev. méd. de la Suisse romande. Nr. 1. pag. 19—23.

55. Haase, H., Über Regenerationsvorgänge bei Tubifex rivulorum Lam. mit besonderer Berücksichtigung des Darmkanals und Nervensystems. Mit 2 Taf. u. 11 Fig. im Text. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXV. 1898. pag. 211—256.

56. Harrison, Ross Granville, The Growth and Regeneration of the Tail of the Frog Larva. Studied with the Aid of Borns Method of Grafting. Mit 2 Taf. u. 21 Fig. im Text. Roux Arch. 7. Bd. pag. 430—485.

57. Derselbe, Grafting Experiments to the Study of the Growth and Regeneration of

the Tail. Science, N. S. V. 7. Nr. 163. pag. 198—199. (The Americ. Morph. Soc. 11. meeting.)

58. Henle, A., Über Transplantation eines 48 Stunden konservierten Hautlappens. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur in Breslau. Sitzg. v. 12. Nov. 1897. Deutsche med. Wochenschr. 1898. pag. 173. Vereinsbeilage.
59. Hennig, C., Über Polydaktylie. Sitzungsber. nat. Ges. Leipzig 1897. Jahrg. 22/23. pag. 15—16.
60. Herlitzka, A., Ricerche sulla differenziazione cellulare nello sviluppo embrionale. Mit 1 Taf. u. 12 Fig. im Text. Roux Arch. 6. Bd. pag. 45—103.
61. Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe. II. Buch. Allgemeine Anatomie und Physiologie der Gewebe. Jena 1898.
62. Hepke, P., Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprozessen der Naiden. Mit 2 Taf. Zeitschr. f. wiss. Zool. 63. Bd. pag. 263—291.
63. Hinsberg, Victor, Über die Beteiligung des Peritonealepithels bei der Einheilung von Fremdkörpern. Aus dem pathol. Institut in Zürich. Virchows Arch. 152. Bd. pag. 403—417.
64. Hirschfeld, Leo, Beiträge zur ersten Entwickelung der Mammarorgane beim Menschen. Aus dem anat. Institut in Giessen. Mit 6 Fig. auf Taf. XIX/XX. Anat. Hefte. 11. Bd. pag. 221—243.
65. Janson, L., Über scheinbare Geschlechts-Metamorphose bei Hühnern. Mitteil. deutsch. Ges. Nat.-Völkerk. Ostasiens, Tokyo. Heft 60. pag. 478—480.
66. Jaquet, M., Note sur un cas d'hermaphroditisme incomplet observé chez le Lacerta agilis. Avec 1 fig. Arch. Science méd. Bucarest. T. 1. Janv. 1896. pag. 43—44.
67. Jatta, M., Über die Regeneration des Nierenepithels, wenn es vorübergehender Anämie unterworfen wird. Arch. pour le sc. méd. 1897. Nr. 3. Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat. 9. Bd. 1898. pag. 30.
68. Jayle, F. et Jarvis, C., Éctrodactylie des deux pieds, éctrodactylie et syndactylie de la main droite. 5 Fig. La presse méd. Nr. 18. pag. 105—106.
69. Joachimsthal, Über Brachydaktylie und Hyperphalangie. 7 Fig. Virchows Arch. Bd. 151. pag. 429—437.
70. Joseph, H., Einige Bemerkungen zu F. Maurers Abhandlung: „Blutgefässe im Epithel". Mit 1 Taf. u. 1 Abb. im Text. Arch. f. mikr. Anat. 52. Bd. pag. 167—176.
71. Jores, L., Über die Neubildung elastischer Fasern in der Intima bei Endarteriitis. Mit 1 Taf. Zieglers Beiträge. 24. Bd. pag. 458—474. Aus dem pathol. Institut in Bonn.
72. Kallius, E., Die Entwickelung des menschlichen Kehlkopfes. Verhandl. d. anat. Ges. in Kiel. 1898. pag. 240—241.
73. Kaestner, S., Doppelbildungen bei Wirbeltieren. Mit 1 Taf. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1898. II./III. Heft. pag. 81—92, 93—94.
74. Kapsammer, G., Das Verhalten verletzter Knochen nach Ichiadicusdurchschneidung. Arch. f. klin. Chir. 56. Bd. 1898. pag. 652—666. Mit 2 Fig.
75. Kaschtschenko, N. Th., Der sibirische vierzehige Triton. Mit 1 Taf. Schriften d. k. Universität zu Tomsk. Bd. X. Tomsk 1896. Stiedas Bericht über die Litteratur Russlands. Diese Ergebnisse 1897.
76. Keibel, F., Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder. Diese Ergebnisse 1896. pag. 619—719.
77. King, Helen Dean, Regeneration in Asterias vulgaris. Mit 1 Taf. Roux Arch. 7. Bd. pag. 351—363.
78. Klein, Edm. J., Regeneration, Transplantation und Autotomie im Tierreich. „Fauna". Ver. Luxemb. Naturf. 7. Jahrg. pag. 168—171, 177 - 182, 200—205, 216 - 225.
79. Klein, Gustav, Wandlungsfähigkeit des Uterusepithels. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München. Bd. 12. 1896. pag. 137—140. Auszg: Münchener med. Wochenschr. Jahrg. 44. pag. 616—617.

80. Koelliker, A. von, Über Corpora lutea atretica bei Säugetieren. Verh. d. anat. Ges. in Kiel 1898. pag. 149—151.

81. Derselbe, Über die Entwickelung der Graafschen Follikel. Sitzungsber. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg 1898.

82. König, A., Zwei Fälle von Polydaktylie bei der Gemse. Auszug von B. Langkavel. Zool. Centralbl. 5. Jahrg. Nr. 10. pag. 344.

83. Korolow, Über den Ursprung und die Bedeutung der Ganglienzellen bei der Regeneration verletzter Nerven. Centralbl. f. d. mediz. Wissensch. Bd. XXXV, pag. 7—8. 1897.

84. Kopsch, F., Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an Scylliumembryonen. Mit 10 Abb. Verhandl. d. anat. Gesellsch. in Kiel 1898. pag. 49 - 67.

85. Kredel, L., Die angeborenen Nasenspalten und ihre Operation. Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat. pag. 723. 1898.

86. Knauer, E., Zur Ovarientransplantation. Centralbl. f. Gyn. 1898. Nr. 8.

87. Lefevre, Geo., Regeneration in Cordylophora. The Naturalists Field Club. 1898.

88. Léger, L., Mutilation pathologique et régénération chez le Protoptère. C. R. Soc. biol. Paris 2. T. 4. Nr. 20. pag. 543—545.

89. Leydig, F., Vaskularisiertes Epithel. Arch. f. mikr. Anat. 52. Bd. pag. 152—155.

90. Locy, William A., Accessory Optic Vesicles in the Chick Embryo. With 9 Fig. Anat. Anz. 14. Bd. pag. 113 ff.

91. Loeb, J., Hat das Centralnervensystem einen Einfluss auf die Vorgänge der Larvenmetamorphose? Roux Arch. 4. Bd. pag. 502—505.

92. Derselbe, Über Regeneration des Epithels. Mit 8 Taf. u. 9 Figg. im Text. Roux Arch. 6. Bd. pag. 297—357—364.

93. Lubarsch, O., Zur Lehre von den Geschwülsten und Infektionskrankheiten. Mit Beitr. von Dr. Paul Lengemann u. Dr. Th. Rosatzin. Mit 6 Doppeltaf. u. 5 Abb. im Text. 321 pag. Wiesbaden 1899.

94. Derselbe, Neueres zur Entzündungslehre. Deutsche med. Wochenschr. 1898. Nr. 32—35. 44 pag.

95. Maeder, J., Über die entzündliche Hyper- und Periostose der Rippen bei Pleuritis. (Beispiel eines typischen Umbaues des Knochens unter krankhaften Bedingungen.) Mit 1 Taf. Roux Arch. 6. Bd. pag. 494—525.

96. Mayer, Karl, Zur Kasuistik der Spalthand und des Spaltfusses. Mit 16 Fig. im Text. Zieglers Beitr. 23. Bd. 1898. pag. 20—41.

97. Maurer, F., Die Derivate der Schlundspalten bei der Eidechse. Verh. anat. Ges. 12. Vers. in Kiel. pag. 256—261.

98. Derselbe, Die Vaskularisierung der Epidermis bei anuren Amphibien zur Zeit der Metamorphose. Mit 1 Fig. Morphol. Jahrbuch. 26. Bd. pag. 330—336.

99. Marenghi, G., La régénération des fibres nerveuses à la suite de la section des nerfs. Arch. Ital. de Biol. T. 29. F. 3. pag. 388—400.

100. Derselbe, Die Regeneration der Nervenfasern nach dem Nervenschnitt. Med. Ges. zu Pavia. Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat. 1898. pag. 39. Gazz. med. lombarda Anno 57. Nr. 22—24.

101. Marion, C. et Baron, P., Anatomie d'une main et d'un pied héxadactyles. 4 Fig. Bull. Soc. anat. de Paris. 1898. pag. 454—458.

102. Marchand, Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. 4 Fig. Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. 24. pag. 126—128.

103. Massart, Jean, La Cicatrisation chez les végétaux. T. LVII des Mémoires couronnés et autres Mémoires publiés par l'Académie royale de Belgique. 1898. Botan. Zeitung 1898. pag. 341. (Referat von Klemm.)

104. Mehnert, E., I. Über Formvariationen der Speiseröhre des Menschen. II. Über die

Lagevariationen der Aorta thoracica des Menschen. Verh. d. anat. Ges. in Kiel 1898. pag. 201—218.

105. Derselbe, Über die klinische Bedeutung der Ösophagus- und Aortendeviationen. Mit 2 Taf. u. 4 Zinkätzungen. Aus dem anat. Institut in Strassburg i. E. Arch. f. klin. Chir. 58. Bd. pag. 1—63.

106. Derselbe, Über Formvariationen der Speiseröhre des Menschen. Verh. d. anat. Ges. 12. Vers. in Kiel. pag. 201—211.

107. Merkel, H., Beitrag zur Kenntnis der sog. embryonalen Drüsengeschwülste der Niere. Aus dem path. Institut d. Universität Erlangen. Mit 1 Taf. Zieglers Beitr. 24. Bd. pag. 475—500.

108. Michel, Aug., Pygidium et Cirres du bourgeon de régénération caudale des Annélides. C. R. Soc. Biol. Paris (10). T. 5. Nr. 10. pag. 295—297.

109. Derselbe, Sur l'origine des vaisseaux dans le bourgeon de régénération caudale des Annelides. Ebenda. Nr. 11. pag. 311—312.

110. Derselbe, Sur l'origine du système nerveux dans le bourgeon de régénération caudale des Annélides. Ibidem Nr. 12. pag. 339—342.

111. Derselbe, Sur l'orgine des corps sétigères dans le bourgeon de régénération caudale des Annélides. Ibidem. Nr. 14. pag. 428—430.

112. Derselbe, Sur la première origine et le développement des néphridies des Annélides et sur le parallélisme de l'ontogénie embryonnaire et régénérative. C. R. Ac. Sc. Paris. T. 126. Nr. 25. pag. 1820—1821.

113. Derselbe, Sur la bande germinale et le mésenchyme du bourgeon de régénération caudale des Annélides. C. R. Soc. Biol. Paris (10). T. 5. Nr. 7. pag. 198—200.

114. Derselbe, Connexions et limites entre les ébauches embryonnaires. C. R. Soc. Biol. Paris (10). T. 5. Nr. 8. pag. 230—232. (Régénération des Annelides.)

115. Derselbe, Sur la métamérisation du bourgeon de régénération caudale des Annélides. C. R. Soc. Biol. Paris (10). T. 5. Nr. 9. pag. 270—272.

116. Derselbe, Recherches sur la régénération chez les Annélides. (Thèse.) Avec figg. Lille, impr. Dael 1898. 8°. 176 pag.

117. Morgan, T. H., Experimental Studies of the Regeneration of Planaria maculata. Mit 41 Fig. im Text. Roux Arch. 7. Bd. pag. 364—397.

118. Derselbe, Regeneration and Liability to Injury. Zool. Bull, Vol. I. Nr. 6. Boston 1898.

119. Derselbe, The Formation of one Embryo from two Blastulae. Mit 1 Taf. Roux Arch. 2. Bd. 1896. pag. 65—71.

120. Morpurgo, B., Über die postembryonale Entwickelung der quergestreiften Muskeln von weissen Ratten. Anat. Anz. 15. Bd. 1898. pag. 200—206.

121. Derselbe, Über Aktivitätshypertrophie der willkürlichen Muskeln. Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat. 1898. pag. 619.

122. Möbusz, A., Über den Darmkanal der Anthrenuslarve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Inaug.-Diss. Leipzig 1898.

123. Müller, O., Beiträge zur Lehre von der Entstehung von Knorpelgeschwülsten aus bei der Knochenbildung übrig gebliebenen Knorpelresten. Centralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. 1898. pag. 31. Roux Arch. 6. Bd. pag. 394—452. Mit 3 Taf.

124. Neumann, E., Über Degeneration und Regeneration zerquetschter Nerven. Mit 1 Taf. Nach in Gemeinschaft mit Dr. G. Dobbert angestellten Untersuchungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 18. pag. 302—344.

125. Derselbe, Einige Versuche über Nerventransplantation. Roux Arch. 6. Bd. pag 526—536.

126. Nieny, C., Zur Pathologie und Therapie der Halskiemenfisteln. Tübingen 1898. Aus der chir. Klinik in Rostok. Beiträge z. klin. Chir. XXIII. Bd. 1. Heft. 1898.

127. Noetzel, W., Zur Kenntnis der Histolyse. Virchows Arch. Bd. 151. pag. 7—21.

128. Notthaft, Frhr. v., Bemerkungen zu J. Wietings Aufsatz: „Zur Frage der Regeneration der peripherischen Nerven.“ Zieglers Beitr. 23. Bd. pag. 375—376.

129. Oudemans, J. Th., Over de reductie, welke de vrouwelijke geslachtsorganen der Lepidoptera ondergan. Tidskr. Nederl. Dierk. Vereen. (2). D. 5. Aff. 2/4. pag. LXIX —LXX.

130. Pace, Domenico, Sulla degenerazione e rigenerazione delle fibre nervose midollari periferiche. Ricerche sperimentali e microscopiche. Boll. Soc. Natur. Napoli. Vol. 10. 1896. pag. 114—178. 1 tav.

131. Paladino, G., Sur le type de structure de l'ovaire. Avec une planche. Arch. Ital. de Biol. T. XXIX. 1898. (Extrait). pag. 1—5.

132. Pantaleone, E., Experimenteller Beitrag zur Einpflanzung der Schilddrüse. Gazz. Ospedali e Cliniche. 1897. Nr. 7. Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat. 9. Bd. 1898. pag. 311.

133. Peebles, Florence, Some Experiments on the Primitive Streak of the Chick. Mit 1 Taf. u. 11 Fig. im Text. Roux Archiv. 7. Bd. pag. 405—429. (Entwickelungsmechanischen Inhalts.)

134. Pereire, Maurice, Un cas de polydactylie avec épreuve radiographique. Bull. de la Soc. anat. Sér. 5. T. 12. F. 5. pag. 151.

135. Pfitzner, W., Das Epithel der Conjunctiva. Eine histologische Studie. Mit 1 Taf. Zeitschr. f. Biol. 34. Bd. 1897. pag. 397—431.

136. Derselbe, Beiträge zur Kenntnis der Missbildungen des menschlichen Extremitätenskeletts. Morph. Arbeiten. Bd. 8. Mit 4 Taf. u. 4 Fig.

137. Derselbe, Ein Fall von Verdoppelung des Zeigefingers. Morphol. Arbeiten. 7. Bd. 1897.

138. Derselbe, Über Brachyphalangie und verwandtes. Verh. d. anat. Gesellsch. in Kiel. 1898. pag. 18—23.

139. Pinkus, Felix, Über eine Form rudimentärer Talgdrüsen. Arch. f. Dermat. u. Syph. Bd. 41. pag. 347—357. Mit 3 Taf.

140. Pocock, R. J., Five-fingered Crab (Cancer pagurus). With 1 fig. Nature. Vol. 57. Nr. 1480. pag. 436.

141. Prenant, A., Sur un organe des embryons de Reptiles comparable à l'hypochorde des Ichthyopsidés. Avec 3 pl. Journ. de l'Arch. Physiol. T. 34. Nr. 4. pag. 433—459 —462.

142. Profé, O., Beiträge zur Ontogenie und Phylogenie der Mammarorgane. Mit 33 Abb. auf den Taf. XXI/XXIV u. 1 Abb. im Text. Aus dem anat. Institut zu Greifswald. Anat. Hefte. XI. Bd. pag. 245—286.

143. Ranvier, L., Influence histogénétique d'une forme antérieure, à propos de la régénération de la membrane de Descemet. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. T. 126. pag. 23—26.

144. Rathcke, P., Über die Ursache des gelegentlichen Auftretens von Knorpel bei der „Myositis ossificans“. Roux Arch. 7. Bd. pag. 398—404.

145. Rau, F., Kasuistische Mitteilungen von der Prosektur des Katharinenhospitals in Stuttgart. III. Flimmerepithelcyste des Ösophagus. Taf. I. Fig. 8. Virchows Arch. 153. Bd. pag. 26—29.

146. Reeker, K., Transplantations- und Regenerationsversuche an Regenwürmern. Zusammenfassendes Referat. 26. Jahresber. Zoolog. Sektion Westf. Provinz.-Ver. pag. 47—54.

147. Rengel, C., Casting and Regeneration of Mid-Gut Epithelium in Waterbeetles. Abstr. Journ. R. Micr. Soc. London 1898. P. 3. pag. 301. Auszug: Entom. Nachr. (Karsch). 24. Jahrg. Nr. 12. pag. 187. (Abwerfen und Regeneration des Mitteldarmepithels bei Wasserkäfern.)

148. Ribbert, H., Über Veränderungen transplantierter Gewebe. Roux Arch. 6. Bd. pag. 131—147. (Die Ergebnisse dieser Versuche wurden schon im vorigen Bericht (1897)

mitgeteilt (pag. 509). Es fehlt aber in der Litteratur jenes Berichtes der Titel der Arbeit.)

149. Derselbe, Über Veränderungen der abnorm gekrümmten Schwanzwirbelsäule des Kaninchens. Mit 1 Taf. Roux Arch. 6. Bd. pag. 537—555.

150. Derselbe, Das pathologische Wachstum der Gewebe bei der Hypertrophie, Regeneration, Entzündung und Geschwulstbildung. Bonn 1896.

151. Ricker, G., Beiträge zur Lehre von den Geschwülsten der Niere. Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat. 8. Bd.

152. Ridewood, W. G., On the skeleton of Regenerated Limbs of the Midwife-Toad (Alytes obstetricans). With 1 pl. Proc. Zool. Soc. London 1898. P. 1. pag. 4—11—12.

153. Rodenacker, G., Über den Säugetierschwanz mit besonderer Berücksichtigung der kaudalen Anhänge des Menschen. Diss. Freiburg 1898. 39 pag. u. 1 Taf.

154. Rohde, E., Die Ganglienzelle. Mit 5 Fig. im Text. Zeitschr. f. wiss. Zool. 64. Bd. pag. 697—727.

155. Roloff, Über die Rolle des Pleuroperitonealepithels bei der Entstehung bindegewebiger Adhäsionen. Arbeiten aus dem Gebiet d. path. Anat. u. Bakt., aus dem path.-anat. Institut zu Tübingen, herausgegeben von Baumgarten. Bd. II. Heft 2. (Citiert nach Hinsberg.)

156. Ronville, Etienne de, De la régénération de l'épithélium vésical. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 123. Nr. 26. pag. 1311—1313. (Aucune limite nette entre le tissu conjonctif et l'épithélium. Le tissu conj. est la matrice de l'épithelium [? Ref.]). Citiert nach Anat. Anz. 14. Bd. Bibliographie. pag. 11.

157. Salzer, Fritz, Über die Transplantation der Gewebe. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. Bd. 14. pag. 44—62.

158. Salzer, Hans, Zwei Fälle von dreigliedrigem Daumen. Mit 2 Abb. Anat. Anz. XIV. Bd. pag. 124 ff.

159. Schwalbe, G., Zur Biologie und Entwickelungsgeschichte von Salamandra atra und maculosa. Mit Fig. im Text. Zeitschr. f. Biol. 34. Bd. 1896. pag. 340—396.

160. Seidel, O. R., Die Lehre von der Spina bifida in anatomischer, genetischer und klinischer Bedeutung. Diss. Leipzig 1898. 47 pag. 8°.

161. Sellheim, Hugo, Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Beitr. z. Geburtsh. u. Gynäk. 1. Bd. pag. 229—255. Mit 1 Taf. 3 Abb. im Text u. mehreren graphischen Darstellungen.

162. Simmonds, M., Über kompensatorische Hypertrophie der Nebenniere. Mit 4 Abb. im Text. Virchows Arch. 153. Bd. pag. 138—146.

163. Sobotta, J., Noch einmal zur Frage der Bildung des Corpus luteum. Arch. f. mikr. Anat. 1898. Bd. 53. pag. 546—558. (Sobotta verteidigt gegen Clark und von Koelliker seine Anschauungen über die Bildung des Corpus luteum, dass seine Zellen, wie schon Bischoff und Pflüger lehrten, vom Follikelepithel stammen.)

164. Schaper, A., Experimentelle Studien an Amphibienlarven. I. Mitteilung: Haben künstlich angelegte Defekte des Centralnervensystems oder die vollständige Elimination desselben einen nachweisbaren Einfluss auf die Entwickelung des Gesamtorganismus junger Froschlarven? Mit Taf. VII—XII u. 4 Fig. im Text. Roux Arch. 6. Bd. pag. 151—197.

165. Schirman, Daria, Über die Rückbildung der Dickdarmzotten des Meerschweinchens. Mit 1 Taf. Sonderabdr. a. d. Würzburger Verh. 32. Bd. Würzburg, Stahel. 1898. 8°. 9 pag.

166. Schreiber, L., Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung und des Baues der Glandulae parathyreoideae (Epithelkörperchen) des Menschen. Mit 1 Taf. Arch. f. mikr. Anat. 52. Bd. pag. 707—735. Aus dem kgl. path.-anat. Institut in Königsberg i. Pr.

167. Schujeninoff, Dr., Über die Veränderungen der Haut und der Schleimhäute nach

Ätzungen mit Trichloressigsäure, rauchender Salpetersäure und Höllenstein. Mit 2 Taf. Zieglers Beitr. 21. Bd. pag. 1—24.

168. Schultz, Eugen, Über die Regeneration von Spinnenfüssen. Aus dem Zoolog. Laboratorium d. k. Universität zu St. Petersburg.

169. Schwalbe, G., Über die vermeintlichen offenen Mammartaschen bei Huftieren. Mit 9 Textfig. u. 1 Taf. Morph. Arbeiten. 8. Bd. pag. 341—364.

170. Stahr, H., Über einen seltenen kongenitalen Tumor am kleinen Finger eines Neugeborenen. Aus dem anat. Institut in Breslau. Mit 3 Taf. Virchows Arch. 151. Bd. Suppl. pag. 97—112. (Ein Fall von Hyperdaktylie.)

171. Stoyanow, Iwanowitsch P., Note sur quelques cas de polymastie et de polythélie chez l'homme. Bull. de la Soc. d'Anthropol. de Paris. T. 9. Sér. 4. Fasc. 3. pag. 301—304.

172. Sultan, Zur Kenntnis der Halscysten und -fisteln. Aus d. chirurg. Klinik in Göttingen. Deutsche Zeitschr. f. Chir. Bd. 48.

173. Sultan, Curt, Zur Histologie der transplantierten Schilddrüse. Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat. 9. Bd. 1898. pag. 388—390. Aus dem pathol. Institut zu Königsberg i. Pr.

174. Talbot, E. S., Die Entartung der Kiefer des Menschengeschlechts. Übers. u. frei bearb. von M. Bauchwitz. 30 Fig. Leipzig. III. 74 pag. 8°.

175. Thomé, R., Endothelien als Phagocyten (aus den Lymphdrüsen von Macacus cynomolgus). Aus dem anat.-biol. Institut in Berlin. Mit 1 Taf. Arch. f. mikr. Anat. 52. Bd. pag. 820—842.

176. Tornier, G., Ein Fall von Polymelie beim Frosch mit Nachweis der Entstehungsursachen. Zool. Anz. 1898. pag. 372—379. Mit 6 Fig. im Text.

177. Tschistowitsch, Th., Über die Heilung aseptischer traumatischer Gehirnverletzungen. Mit 2 Taf. Zieglers Beitr. 23. Bd. pag. 321—350.

178. Verdun, P., Sur les dérivés branchiaux du poulet. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. Nr. 8. pag. 243—244.

179. Versari, Ricardo, Permanenza del tubo timico in individuo adulto con timo ancora ben sviluppato. Bull. d. Soc. Lancisiana degli Ospedali di Roma. Anno 17. Fasc. 2. 7 pag.

180. Vincent, J. O., Un cas de polydactylie. Arch. de Méd. nav. colon. T. 68. 1897. Nr. 2. pag. 121—123.

181. Vulpius, O., Die Sehnenüberpflanzung bei Lähmungen und Lähmungsdeformitäten am Fuss und insbesondere an der Hand. Berliner klin. Wochenschr. 1898. pag. 817.

182. Wagner, W., La régénération des organes perdus chez les Araignées. Bull. Soc. Imp. Natural. Moscou 1887.

183. Weiss, Bruno, Zur Kenntnis der von versprengten Nebennierenkeimen ausgehenden Geschwülste. Aus dem pathol. Institut zu Königsberg. Mit 1 Taf. Zieglers Beitr. Bd. 24. pag. 34.

184. Wieting, J., Zur Frage der Regeneration der peripherischen Nerven. Beitr. z. path. Anat. u. allg. Path. Bd. 23. H. 1. pag. 42.

185. Wentscher, S., Experimentelle Studien über das Eigenleben menschlicher Epidermiszellen ausserhalb des Organismus. 2 Taf. Beitr. z. path. Anat. u. allg. Path. Bd. 24. pag. 101—162.

186. Werner, J., Polydactylism in Swine. Abstr. Journ. R. Micr. Soc. London 1898. P. 4. pag. 411.

187. Wetzel, G., Transplantationsversuche mit Hydra. Mit 1 Taf. u. 1 Textfig. Arch. f. mikr. Anat. 52. Bd. pag. 70—96.

188. Worcester, W. L., Regeneration of Nerve Fibres in the Central Nervous System. 1 Taf. Journ. of Experim. Med. Vol. 3.

189. Young, D., Hereditary digital abnormality. British med. Journ. Nr. 1967. 1898.

190. Zaborowski, Les hommes à queue. Bull. Soc. anthr. Paris. Ser. 4. T. 8. 1897. pag 28—32.
191. Ziegler, H. E., Experimentelle Studien über die Zellteilung (Fortsetzung). Mit 2 Taf. u. 12 Fig. im Text. Roux Arch. 7. Bd. pag. 34—64.
192. Zur Strassen, O. L., Über die Riesenbildung bei Ascariseiern. Mit 2 Taf. u. 9 Fig. im Text. Roux Arch. 7. Bd. pag. 642.

Inhalt.

Es sei mir gestattet, den diesjährigen Bericht über Regeneration und Involution mit der wiederholten Bitte an die Herren Autoren um freundliche Zusendung von Separatabdrücken einschlägiger Arbeiten zu beginnen. Das Interesse der Autoren selber, sowie die Vollständigkeit dieser Mitteilungen machen diese Zusendungen nötig, da es unmöglich ist, alle in oft schwer zugänglichen Zeitschriften zerstreuten Angaben zusammen zu bringen.

A. Regeneration.

I. Regenerationsähnliche Erscheinungen an Krystallen.

Dem Berichtsjahre (1898) gehört das 4. Heft des Rauberschen Atlas der Krystallregeneration an, welches die Umbildung des Kegels in 18 photographischen Tafeln zur Anschauung bringt. Es wurden durch Schneiden und Schleifen z. B. aus Kalium-Alaun-Krystallen künstliche Kegel hergestellt, deren Basis oder deren Spitze einer Oktaederfläche des Stammkrystalles angehörte. Die Kegel bildeten in konzentrierter Chromalaunlösung Umformungen und „Wucherfelder", bis nach 1—2 Wochen Oktaeder- und Hexaederflächen hergestellt waren und die regenerierte Krystallform deutlich war. In ähnlicher Weise wurde die Regeneration eines künstlichen ovalen Kegels und mehrerer in die Tiefe der Krystalle gegrabenen Hohlkegel illustriert.

II. Regenerationserscheinungen an Pflanzen.

Massart versucht in einer von der Kgl. Belgischen Akademie der Wissenschaften gekrönten Preisschrift ein Gesamtbild der Wundreaktionen im Pflanzenreiche zu geben.

Die Vorgänge, die sich nach Verwundungen abspielen, können entweder nur in der Ausbildung eines neuen Abschlussgewebes bestehen, oder es können ausserdem Ergänzungen durch die Verwundung verloren gegangener Teile der Pflanze eintreten.

Bei den höheren Pflanzen ist beides wohl auseinander zu halten, bei den einfach gebauten niederen Pflanzen dagegen oft nicht zu trennen.

Deshalb giebt Massart bei den Thallophyten ein Gesamtbild der auf Verletzungen folgenden Reaktionen, die besonders je nach der Struktur des Thallus verschieden sind.

Die Bildung eines besonderen Wundabschlussgewebes tritt allgemein erst bei den Cormophyten auf, und deshalb spricht Massart erst diesen eine wirkliche Vernarbung zu; sie ist bei den Archegoniaten auch noch sehr unvollkommen. Bei den Thallophyten ist nur unter den Phanophyceen und Florideen ein dem Charakter der Vernarbung der Phanerogamen entsprechender Vorgang zu erkennen.

Der Vernarbungsvorgang bei den Phanerogamen besteht im wesentlichen in der Teilung mehr oder weniger tief unter der Wundfläche ge-

legener Zellen, deren Tochterzellen den Charakter von Oberflächenzellen annehmen.

Massart schreibt die Vermittelung der Teilungen, für die charakteristisch ist, dass sie sich amitotisch und in bestimmter Anordnung vollziehen, einem von der Wundfläche ausgehenden Zellvermehrungsreiz zu, die Verkorkung einem mit der Transpiration in Beziehung stehenden Verkorkungsreiz. Die Wirkung des letzteren kann sich auch nur auf einen Teil des Narbengewebes erstrecken. Es kommt auch vor, dass eine Pflanze nur auf einen der beiden Reize reagiert. (Referat von Klemm in „Botan. Zeitung", 1898, pag. 341—342.)

Die von Daniel angewandte „gemischte Pfropfung"[1]) (greffe mixte) gestattet Beobachtungen über den gegenseitigen Einfluss von Unterlage und Pfropfreis, also der oft so rätselhaften „Wechselwirkungen" im Organismus (vgl. Bericht 1897, pag. 495). Bei dieser Art des Propfens beobachtete Daniel, dass sich gewisse besondere Eigenschaften der Unterlage (Geschmack, Form der Früchte, Blütenfarbe u. s. w.) viel leichter mit denen des Pfropfreises vermischen, als bei der gewöhnlichen Pfropfung. Will man dem Pfropfreis Charaktere verleihen, welche der Unterlage zukommen, so eignet sich die gemischte Pfropfung besser, als die gewöhnliche.

III. Regeneration bei Tieren.

a) Regenerationserscheinungen an tierischen Eiern; Transplantation.

H. E. Ziegler hat bei seinen Experimenten über die Zellteilung auch Zerschneidungsversuche an Eiern von Ctenophoren (Beroë ovata) angestellt, bei welchen das Ei vor der Furchung oder beim Beginn der ersten Furchung zerschnitten wurde. Versuche dieser Art am ungefurchten Ei hatten schon Driesch und Morgan angestellt und im wesentlichen gefunden, dass defekte Eier sich nicht nur defekt und asymmetrisch furchten, sondern auch asymmetrische Larven (mit 4, 5 oder 6 Rippen statt der normalen 8, und 3 oder 4 Entodermtaschen statt der normalen 4!) erzeugten (siehe diesen Bericht 1895, pag. 351). Aus diesen Beobachtungen schlossen Driesch und Morgan auf eine Lokalisation der Formbildungsbedingungen im Protoplasma des Ctenophoren-

[1]) Bei der gewöhnlichen Pfropfung entfernt man sorgfältig alle Sprosse der Unterlage. Lässt man aber so viele Knospen oder Zweige stehen, dass ein künstliches Gleichgewicht zwischen diesen Sprossen und dem Propfreis hergestellt wird, sodass beide aus dem nämlichen Rohsafte verschiedene Säfte bilden müssen, so hat man eine „gemischte Pfropfung".



eies und zugleich auf den Mangel eines Regulationsvermögens desselben, wie sie es an den Eiern anderer Tiere, welche trotz defekten Plasmas stets eine ganze Larve zu bilden imstande sind, kennen gelernt hatten. Zieglers Versuchsergebnisse passten nun ganz gut zu denen von Driesch und Morgan, aber er erklärt sie anders. Er fand, wie seine Vorgänger, dass die Teilstücke des Eies in Bezug auf die inäqualen Teilungen dieselbe Furchung zeigten, wie ganze Eier. Er schnitt ferner den unteren, Mikromeren bildenden Teil des Eies — entgegengesetzt derjenigen Seite, an welcher die erste Furche beginnt — weg und beobachtete, dass sich die Mikromeren dennoch in der typischen Weise bildeten und eine Larve mit acht Rippen entstand. Er schliesst aus seinen Ergebnissen, dass die inäqualen Teilungen auf ungleicher Kraft der Centren beruhen, also „heterodynamisch" sind, dass aber die Bedingungen für dieselben nicht im Ei lokalisiert sind, wie es nach der Theorie von Driesch und Morgan der Fall wäre. Dass die Mikromerenbildung nicht auf einer an der Unterseite des Eies gelegenen protoplasmatischen Anlage beruht, zeigen nach Zieglers Ansicht unwiderleglich die erwähnten Experimente, bei welchen der untere Teil des Eies weggenommen wurde und doch Mikromeren entstanden.

Es sei hierzu bemerkt, dass ein anderer Experimentator am Ctenophorenei, A. Fischel, die Zieglersche Erklärung nicht für zutreffend hält. Er hält es schon aus dem makroskopischen Verhalten angeschnittener Eier für viel wahrscheinlicher, dass die Schnittfläche — vielleicht durch den Zug der ihr angrenzenden Polstrahlen, wie bei der normalen Zellteilung — rasch von einer Plasmaschicht umgeben und so, gleich dem normalen Ei, allseitig umschlossen wird; „das entstehende Gebilde wird dann ein zwar materiell geschmälertes Ei darstellen, aber in seiner inneren Struktur sich sehr bald dem normalen ähnlich verhalten und daher in ähnlicher Weise — wenn auch mit dem Schnitte entsprechenden Änderungen der Grösse der entstehenden Elemente — weiter entwickeln" (A. Fischel, Roux Archiv, 7. Bd., pag. 623—624.) Fischel setzt also bei seiner Erklärung Reparationsvorgänge regenerativer Art im Ei voraus, sodass in diesem Stadium doch eine „Ausgleichsfähigkeit zum Ganzen" im Sinne von Driesch vorhanden wäre.

O. L. zur Strassen hat seine Beobachtungen über die Riesenbildung bei Ascaris-Eiern, die von L. Sala zuerst richtig gedeutet wurden, fortgesetzt und kommt zu dem Schluss: dass die Riesenbildung an Keimen der Ascaris megalocephala in allen Fällen auf einer Verschmelzung getrennt gewesener Einzeleier beruht. Bei diesem merkwürdigen Vorgange verschmelzen zwei oder mehrere nackte

oder beschalte Eier, und es können auch ihre Pronuclei verschmelzen. Solche Doppel- oder Mehrfacheier sind entwickelungsfähig und zwar bilden sie auf typischem Wege einen Riesenembryo, oder es kommen Zwillingsbildungen vor. Die Ursache ist vielleicht in dem Walten eines allgemeinen Cytotropismus (Roux) zwischen Zellen der gleichen Art zu suchen. Theoretisch wichtig sind die sich ergebenden Folgerungen, „dass die Quantität des Protoplasma bei Ascaris ohne Einfluss auf den Gang der Entwickelung ist“ und „dass auch die Zahl der Chromosomen in gar keiner Beziehung zur Ontogenese steht“ (pag. 673). Morphologisch entspricht der ganze Vorgang einer Transplantation von Eiern und mag deshalb an dieser Stelle mitgeteilt werden.

b) Regeneration von isolierten Blastomeren aus; Postgeneration.

H. E. Ziegler hat ferner bei seinen Experimenten über die Zellteilung bei Ctenophoreneiern (Beroë ovata) auch das Verhalten der Blastomeren flachgedrückter Eier studiert und die Frage erörtert, wie sich isolierte Blastomeren der ersten Stadien verhalten. Die Versuche an flachgedrückten Eiern wurden nach dem Beginn der ersten Teilung und im Vierzellenstadium der Eier vorgenommen; als Apparat wurde das Zieglersche Kompressorium verwandt. Die Ergebnisse waren, dass immer dieselbe inäquale Teilung stattfand, wie bei der normalen Furchung, woraus Ziegler schliesst, dass die Centren von ungleicher Kraft gewesen sind, also die Teilung „heterodynamisch“ verläuft.

Was die Furchung isolierter Blastomeren des Ctenophoreneies anbetrifft, so hat Ziegler nicht selber Experimente angestellt, erklärt aber die Ergebnisse der Versuche von Chun, Driesch und Morgan und Fischel aus seinem Prinzip der „heterodynamischen Teilung“. Da die inäqualen Furchungen beim normalen Ei mit der grössten Regelmässigkeit auftreten und auch beim flachgedrückten Ei zustande kommen, so schliesst Ziegler, dass die inäquale Furchung weder von der Verteilung des Dotters, noch von der Form der Zelle, sondern von der verschiedenen Kraft der Centren bedingt ist. „Daher müssen diese inäqualen Teilungen auch bei den isolierten Blastomeren ebenfalls stattfinden, wie bei der normalen Furchung; in der That sieht man in den Figuren von Driesch und Morgan (Roux' Archiv, 2. Bd., Tafel XVI, Fig. 2, 2a, 5, 6), dass die inäqualen Teilungen, speziell die Mikromerenbildung, bei den isolierten Blastomeren sich ebenso vollzogen, wie es in der normalen Furchung bei den entsprechenden Zellen geschieht.“ (Ähnlich verhält sich die Furchung isolierter Blastomeren der Schnecke Ilyanassa obsoleta nach H. E. Crampton;

vergl. diesen Bericht 1896, pag. 403.) Nach Zieglers Beobachtungen entwickelt sich überhaupt bei der normalen Furchung jeder Quadrant und jeder Oktant selbständig und unabhängig von den andern Quadranten; er sah mehrmals, dass eine Zelle des Vierzellenstadiums, wenn sie aus ihrer Lage verschoben war, sich in derselben Weise weiter furchte, wie wenn sie noch ihre richtige Lage zu den anderen Blastomeren gehabt hätte. Diese Beobachtungen sprechen also für „Mosaikarbeit" bei der Furchung.

Driesch behandelt in seiner Untersuchung über die Beendigung morphogener Elementarprozesse auch die Frage der Organzellenzahl von Larven aus isolierten Blastomeren des Zweizellenstadiums ($^1/_2$-Blastomeren, Driesch). Morgan hatte gefunden, dass z. B. die Halbei-Larven des Amphioxus ungefähr $^2/_3$ der Zellenzahl der normalen Larve enthalten[1]) und dass Larven von Sphaerechinus, die aus einer der beiden ersten Blastomeren gezogen waren, ungefähr die gleiche Zahl von Urdarmzellen besässen, wie normale grosse Gastrulae, also, da die Zellenzahl ihres Ektoderms (Blastoderms) ungefähr die Hälfte der Normalzahl beträgt, eine relativ viel zu hohe Zahl von Entodermzellen haben. (Vgl. diesen Bericht 1896, pag. 405 und Driesch, Roux' Archiv, 6. Bd., pag. 211.) Driesch fand dagegen bei Echinidenlarven, die aus einer der beiden ersten Blastomeren gezogen waren, die Hälfte der Mesenchymzellen, welche normale aus dem ganzen Ei entstandene Larven aufweisen. Ein entsprechendes Resultat fand sich an der Zahl der Chordazellen von Ascidienlarven (Phallusia): die $^1/_2$-Blastomeren-Larven hatten halb so viel Chordazellen, wie die normalen Ganzei-Larven. Auch in Herlitzkas Untersuchungen am Ei von Triton findet Driesch eine Bestätigung seiner Beobachtungen: in den Myotomen weisen die Kleinlarven etwa halb so viel Kerne auf wie die grossen (pag. 221).

In später angestellten Experimenten an Echinuseiern suchte Driesch die Zahl der Mesenchymzellen an Bruchstücklarven festzustellen, d. h. an Larven, die aus durch Zerschütteln der Eier erhaltenen Bruchstücken gewonnen wurden. Solche Bruchstücke vermögen sich sowohl als Bruchstücke, wie als verkleinerte Ganze zu furchen, woraus auf ein Unterbleiben oder ein Geschehen regulatorischer Umlagerungsvorgänge der Substanz zu schliessen ist. Wurden die Eier der Echiniden gleich nach der Befruchtung stark geschüttelt, so zeigten die Bruchstücke

---

1) Nach Driesch hat Morgan hierbei einen „Übersehungsfehler" begangen. (Arch. f. Entwickelungsmechanik. 6. Bd. pag. 220.) Das wirkliche Resultat verwertet Driesch, Morgans Schlussfolgerung entgegen, in seinem Sinne.

eine grössere Fähigkeit sich zum Ganzen zu regulieren und dementsprechend sich verkleinert-ganz zu furchen. Während bei früheren Experimenten nur ca. 16 % der Bruchstückobjekte sich als verkleinerte Ganze gefurcht hatten, waren bei den neuangestellten ungefähr 30 % und nach Ausschluss der einer Doppelbefruchtung verdächtigen Objekte gar 37 % vorhanden. Es wäre nun zu erwarten gewesen, dass die verkleinert-ganz gefurchten Larven die volle Zahl der Mesenchymzellen, die halb gefurchten nur die halbe Zahl geliefert hätten. Die Zählungen ergaben aber keine eindeutigen und verständlichen Resultate, entsprachen also dem negativen Ergebnis, welches Morgan bezüglich der Darmzellen festgestellt hatte (Archiv f. Entwickelungsmechanik, 7. Bd., pag. 97ff.[1]).

A. Fischel hat seine Experimente am Ctenophorenei fortgesetzt. Aus früheren Resultaten hatte er geschlossen, dass das die Rippen liefernde Material unzweifelhaft von vornherein auf ganz bestimmte Furchungszellen verteilt wird und diese daher „spezifische“ Elemente darstellen. Diese Annahme stand im völligen Widerspruch zu jenen Entwickelungstheorien, welche eine, wenigstens ursprüngliche, Gleichwertigkeit der Furchungszellen statuieren und diese Zellen in ihrer späteren Eigenart lediglich durch Nachbarschafts- und ähnliche äussere Einflüsse determiniert werden lassen. Es war deshalb zu erwarten, dass andere Erklärungsversuche gemacht werden würden. In der That versuchte O. Hertwig in seiner „Allgemeinen Anatomie und Physiologie der Gewebe“ das eigentümliche Verhalten des Ctenophoreneies in einer anderen und seiner Theorie von der Entwickelung günstigen Weise zu deuten. Dieser Erklärungsversuch[2]) widerspricht aber nach Fischels Darlegungen sowohl thatsächlichen Verhältnissen als auch theoretischen Erwägungen und wird deshalb von Fischel zurückgewiesen.

Um nun in das vorliegende Problem noch tiefer einzudringen, wollte Fischel nicht mehr die Entwickelung isolierter Eibruchstücke prüfen und nicht Teillarven zu erhalten suchen, sondern er wollte vielmehr auf dem in seiner Ganze innerhalb der Eihülle erhaltenen Ei nur bestimmte Elemente verschieben und erwartete im Sinne früherer Ausführungen Lageanomalien von Organen der entstandenen ganzen Larven. Diese Versuche wurden an den Eiern von Beroë ovata so angestellt, dass die Blastomeren im Stadium von acht Makro- und acht Mikromeren durch Druck auf die

---

1) Es fällt in unsere Betrachtung nur der „Anhang“ der Drieschschen Arbeit: Über rein mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. H. Driesch, l. c. pag. 65 bis 102.

2) Eine Darstellung desselben und die Wiederlgung Fischels muss hier unterbleiben.

Gallerthülle gegeneinander verschoben wurden. Die Resultate entsprachen vollkommen der Erwartung. Wenn z. B. je vier Mikromeren auf zwei verschiedene Seiten des Eies verschoben wurden, so entstand eine Larve, die eine dieser Verschiebung ganz analoge Verteilung der Rippen aufwies, während Magen und Entodermsäcke normal ausgebildet waren; in Bezug auf Sinnesorgane und Anordnung der Rippen war eine Doppelbildung erzeugt worden. Zahlreiche Experimente dieser Art, auch an späteren Entwickelungsstadien, ergaben allgemein, dass Verschiebungen und Deformationen der Eiteile ganz bestimmte Anomalien der Organisation der entstehenden Larve zur Folge hatten.

Da sich auf diesem Wege experimentell Doppelbildungen herstellen lassen, so erörtert Fischel die Frage ihrer Herstellung allgemein. Bei der Herstellung der Beroë-Doppelbildungen handelt es sich zweifellos um einen der Bifurkation im Prinzipe ganz ähnlichen Vorgang: um die Spaltung einer ursprünglich einheitlichen Zellgruppe in mehrere. Infolge der eigenartigen Entwickelung dieser Larven lassen sich aber aus ihr keinerlei Rückschlüsse auf die aus andern Eiern (der Echinodermen, Amphibien, Vögel) hervorgegangenen Missbildungen ziehen.

Eine Verlagerung der Blastomeren mit nachfolgenden Missbildungen der Larven wurde von Fischel auch an frei im Meer abgesetzten Eiern beobachtet, womit eine frühere Angabe von Chun bestätigt wird. Die Verlagerung geschieht hier durch Schütteln in der stürmisch bewegten See.

Diese Beobachtungen veranlassen Fischel zu einem Vergleich seiner Experimente mit entsprechenden von Driesch. Bekanntlich hatte Driesch durch Druck die Blastomeren der Echinideneier verlagert und aus der Thatsache, dass schliesslich doch eine normale Larve entstand, den Schluss gezogen, dass alle Blastomeren des Echinideneies einander gleichwertig seien, dass man sie wie einen Haufen Kugeln durcheinander werfen könne, ohne die Herstellung einer normalen Larve zu beeinträchtigen. Fischel hebt dagegen hervor, dass im sich entwickelnden Ctenophorenei nach seinen Experimenten die Blastomeren nicht gleichwertig, sondern spezifisch differenziert seien, sodass bestimmte Organe der Ctenophorenlarve ihrer Entstehung nach an bestimmte Blastomeren gebunden sind.

Experimentell verlagerte Blastomeren der Ctenophoreneier behalten nach Fischels Beobachtungen während des ganzen Furchungsprozesses die ihnen aufgezwungene Lage, ohne auch nur in minimaler Weise eine Korrektion zu versuchen. Die Blastomeren setzen

ihre Teilung ohne Rücksicht auf ihre Lagebeziehung überall fort und es entstehen so sehr bizarre Furchungsformen, von denen man nicht erwarten würde, dass sie endgültig Larven von normaler Form lieferten. Und dennoch tritt dies fast immer ein. Es waltet in den späteren Stadien das unverkennbare Bestreben vor, eine ihrer Gesamtform nach normale Larve herzustellen. Dieser Formausgleich tritt aber erst ein, wenn der Keim allseitig von einer ektodermalen Hülle umgeben ist. Die Ursache dieser Regulation ist nach Fischel eine rein mechanische: Das Wachstum der inneren Zellenmasse und der steigende „osmotische Druck" (Driesch) einerseits und der Gegendruck des umhüllenden Ektoderms andererseits werden nach physikalischen Gesetzen bemüht sein, die gegebene Keimmasse unter der möglichst kleinen Oberfläche, nämlich die einer Kugel, zu vereinigen. Die Folge muss sein, dass alle Verzerrungen und Unregelmässigkeiten der Gesamtform ausgeglichen werden und so auch aus einem hochgradig deformierten Keime eine Larve entstehen kann, deren Oberfläche eine gleichmässige und deren Gestalt der normalen fast oder ganz gleich ist. Allgemein folgert Fischel aus seinen Experimenten, dass die Furchungszellen ihren Nachbarn gegenüber spezifizierte Gebilde darstellen und zwar in der Weise, dass sie nicht nur das Bildungsmaterial für die Rippenelemente enthalten, sondern auch die zu ihrer Entwickelung notwendigen differenzierenden und gestaltenden Kräfte in sich selbst bergen und daher überall dort entfalten, wo sie hingeraten. Nicht die gegenseitige Beeinflussung, nicht die lokale Einwirkung formativer Reize auf die einander gleichwertigen Mikromeren bedingt die Rippenbildung, sondern die fortschreitende, vom Orte und von den Nachbarschaftswirkungen unabhängige Spezifikation der Furchungszellen. Ebenso sind in Hinsicht auf die Bildung des Sinnesorgans die Blastomeren nicht totipotent, sondern in bestimmter Weise spezifiziert und dasselbe gilt für die entodermalen Derivate. Es vollzieht sich also der Entwickelungsgang des Ctenophoreneies im Wege einer Mosaikarbeit; ob diese aber durch eine qualitativ erfolgende Teilung der Kernsubstanz zustande kommt, ist sehr fraglich, jedenfalls nicht bekannt.

Die von Chun konstatierte Thatsache, dass geschlechtsreif gewordene Halblarven im Laufe der postembryonalen Metamorphose die fehlende Hälfte der Larvenorgane postgenerierten, kann Fischel aus seinem Beobachtungsmaterial nicht bestätigen, will aber den positiven Angaben

Chuns gegenüber seine negativen Resultate nicht ins Treffen führen (pag. 600—601).

c) Regeneration und Transplantation von Körperteilen und Organen bei Metazoën; Heteromorphose.

Die Experimente von Helen Dean King über die Regenerationsfähigheit der Seesterne hatten folgende Ergebnisse:

I. 10 % von Asterias vulgaris regenerierten normalerweise einen oder mehrere Arme; die neuen Arme entwickeln sich in jedem Falle von der Scheibe aus.

II. Abgestossene Arme des Seesterns waren immer am vierten oder fünften Ambulakralknöchelchen abgetrennt worden.

III. Die Regeneration zweier oder mehrerer Arme kann von der Scheibe aus zur selben Zeit beginnen; aber gewöhnlich ist der Grad der Entwickelung bei den neuen Armen ein ungleicher.

IV. Hier giebt es an der Spitze sowohl eines normalen, wie auch eines regenerierenden Armes einen Entwickelungsbezirk, der bei beiden gleiche Ausdehnung besitzt.

V. Die aborale Fläche bildet sich, mit Ausnahme des Madreporenteils, immer innerhalb dreier Wochen.

VI. Wenn ein Seestern durch Durchschneidung seiner Scheibe in zwei Teile geteilt worden war, regenerierte sich jeder zu einem vollständigen Individuum. Eine derartige Teilung und Regeneration kommt normalerweise bei dieser Species wahrscheinlich nicht vor.

VII. Zwei Stücke verschiedener Individuen können zur Vereinigung gebracht werden.

VIII. Einzelne dicht an der Scheibe abgeschnittene Arme können bis zu zwei Wochen am Leben bleiben, aber sie sind unfähig das ganze Tier zu regenerieren. Wenn $^1/_5$ der Scheibe bei dem abgeschnittenen Teil verbleibt, kann ausnahmsweise eine Regeneration eintreten. Eine Regeneration der fehlenden Teile tritt immer ein, wenn eine Hälfte der Scheibe vorhanden ist.

IX. Nach der Amputation eines Armes regeneriert an der Trennungsfläche der Augenfleck zuerst; er wird ungefähr nach einer Woche sichtbar. Die reproduktiven Organe regenerieren zuletzt.

X. Das Regenerationswachstum der Arme geht in der axialen Richtung rascher vor sich als in der lateralen.

XI. Die Regenerationsgeschwindigkeit ist an der Scheibe am grössten und nimmt von hier aus gegen die Armspitze ab.

XII. An einem schiefen Schnitt erfolgt die Regeneration zuerst rechtwinkelig zur Schnittfläche; aber allmählich schwingt der neue Teil in der Richtung des Armstumpfes.

XIII. Der ventrale Teil eines Armes kann die dorsale Fläche regenerieren; dagegen ist es zweifelhaft, ob der dorsale Teil das Vermögen hat, den ventralen neu zu bilden.

XIV. Zur Regeneration eines Armes muss ein centraler Stumpf desselben unversehrt erhalten sein.

Ein Regenerationsobjekt ersten Ranges, Planaria maculata, hat T. H. Morgan zu einer neuen experimentellen Studie verwandt. Die Resultate waren:

I. Die Querstücke des Körpers von Planaria maculata (Fig. 1 und 2) bringen einen neuen Kopf und Schwanz (Fig. 37) zur Entwickelung. Der Betrag des neu entstehenden Gewebes reicht nur zur Bildung des neuen Kopfes und Schwanzes hin. Die nachfolgende Verlängerung des neuen Wurmes geht vom alten Gewebe aus.

II. In den nahe dem vorderen Körperende gelegenen Querstücken erscheint der neue Pharynx im hinteren Abschnitte an der Grenzlinie zwischen altem und neuem Gewebe. Bei den Querstücken vom mittleren oder hinteren Körperabschnitte tritt der neue Pharynx in der Mitte des alten Gewebes auf.

III. Der Pharynx ist zuerst dem vorderen Körperende zu nahe gelegen. Er wird bei der Körperverlängerung an seinen endgültigen Platz gebracht. Die Verlängerung geht hauptsächlich im alten Gewebe gerade vor dem Pharynx vor sich. Das Querstück nimmt während der Regeneration ab und an Länge zu.

Ein kurzes Querstück produziert einen neuen Wurm, bei welchem das alte Gewebe länger ist, als das, was sich am abgetrennten Stück vorfand. Hier zeigt sich auch eine Abnahme der Grössenverhältnisse von Monat zu Monat, die wahrscheinlich auf einen Mangel an Nahrung zurückzuführen ist.

IV. Das vordere Ende des Körpers vor den Augen (Fig. 2, I.) bildet keinen neuen Wurm; wenn aber das Stück auch nur gleich hinter den Augen (Fig. 4) durchtrennt wird, so entwickelt sich ein neues Tier. Sehr schmale Stücke von der Körperseite produzieren neue Würmer sogar dann, wenn sie schmäler sind als das vor den Augen gelegene Stück (I.). Das Gleiche gilt von jenen Stücken, die vom hinteren Körperende abgetrennt werden. Noch schmalere Stücke von der Seite oder dem Ende des Körpers bilden weder Kopf noch Pharynx.

V. Länglich schmale Stücke von der Seite (Fig. 17 a) bilden einen neuen Kopf an der Seite des vorderen Endes (Fig. 17 c), oder es erscheint an der Schnittseite sehr oft ein Kopf, oder es treten sogar zwei Köpfe auf (Fig. 17 und 18); Stücke dieser Art verlängern sich nicht nach rückwärts und werden kuppelförmig abgestumpft. Sie haben das Bestreben, sich rechtwinkelig zur Richtung des ursprünglichen Wurmes zu stellen. In keinem der beobachteten Fälle entwickelte sich an solchen Stücken ein Pharynx.

VI. Isolierte Dreieckstücke mit einem der Mitte des Wurmes angehörigen Winkel (Fig. 22 B) produzieren neue Würmer, wie sie Fig. 24 zeigt. Wenn alle drei Seiten des Dreieckstückes mit in dem Wurm sind (Fig. 22 C.), so entwickeln sie sich nach Fig. 25.

VII. Rechtwinkelige, mit der kurzen Seite nach vorn gerichtete (Fig. 26 A) Dreieckstücke entwickeln sich wie in Fig. 27; wenn die kurze Seite am hinteren Ende (Fig. 26 B) liegt, entwickelt sich der neue Kopf an der Seite, nahe dem vorderen Ende; das kopfbildende Material wächst schneller, als das neue Material an der Seite, obgleich das alte Gewebe am vorderen Ende in seinem Betrag viel geringer ist. (Fig. 28—32.)

VIII. Die Längsachse des neuen Wurmes liegt häufig im alten Gewebe, sodass manches vom alten Material der rechten (bezw. linken) Seite beim neuen Wurm auf die linke (bezw. rechte) Seite zu liegen kommt. (Fig. 21.)

IX. Kurze Querstücke sind manchmal am vorderen (oder hinteren) Ende geschlossen; in solchen Fällen fehlt entweder ein neuer Kopf (oder ein neuer Schwanz). (Fig. 33.)

X. Bei einem Stück bildete sich am vorderen Ende ein Kopf und am hinteren ein zweiter. (Fig. 36.)

XI. Ein neuer Pharynx tritt in mancherlei Gebieten des alten Gewebes auf, aber neue Augen und ein Gehirn nur dann, wenn ein neuer Abschnitt zuerst nach unten verlagert ist.

XII. Der Weg, auf welchem das alte Gewebe sich in einen neuen Wurm umwandelt, und die Entwickelung eines neuen Pharynx an irgend einer Stelle im alten Gewebe, zeigt, dass das Material des Körpers von fast gleicher plastischer Bedeutung ist, wie ein ungeteiltes oder sich furchendes Ei.

Die feineren Vorgänge bei den Regenerationsprozessen der Naiden schildert T. Hepke zusammenfassend folgendermassen:

1. Bei den Regenerationsprossen der Naiden, wie sie im Anschlusse an die Amputation von Körperteilen stattfinden, bildet sich das neue Ektoderm sowohl am Kopf als auch am Schwanzende aus den alten Epidermis-

zellen an der Stelle, wo die Wundränder kurz nach der Durchschneidung zusammengetreten sind.

2. Das neue Ektoderm bekommt alsdann die Form einer zunächst einschichtigen, später aber mehrschichtigen Kappe, von deren konkaver Innenfläche her die Anlagen aller zu regenerierenden Gebilde in letzter Instanz ihren Ursprung nehmen.

3. Der neue Verdauungstraktus entsteht als eine knospenartige Anlage am Schwanzende in der Mittelachse des Körpers, am Kopfende etwas mehr ventralwärts aus dem Ektoderm und wächst dann zu einem soliden Strange aus, dessen freies Ende die Richtung nach der Durchschneidungsstelle des alten Darmes einschlägt, der dort seinerseits ebenfalls einige neue Zellen gebildet hat. Das freie Ende jenes ersteren erreicht schliesslich den Darm und vereinigt sich mit ihm, sodass dieser nun mit der Ektodermkappe durch einen soliden Strang verbunden ist, zu dessen Entstehung der Hauptsache nach das neue Ektoderm und nur in äusserst geringem Masse der alte Darm selbst beigetragen hat. Dieser Strang bekommt späterhin ein Lumen, welches bald mit einer im Ektoderm entstehenden Einbuchtung konfluiert, sodass nun am Kopfende der Mund mit dem Pharynx und am Schwanzende der Anus mit dem Enddarm regeneriert und dadurch die vollständige Kommunikation der Darmhöhle mit dem umgebenden Medium wieder hergestellt ist.

4. Auch der gesamte Nervenapparat einschliesslich der Spinalganglien entsteht aus dem Ektoderm und zwar bildet sich am Kopfende das Gehirnganglion aus zwei knospenartigen Verdickungen der neuen Ektodermkappe, welche etwas dorsolateral von der Längsachse des Tierkörpers liegen und sich später erst vereinigen; an diese Gehirnanlagen schliessen sich die der beiden Schlundkommissuren jederseits als wulstartige Ektodermverdickungen an und gehen dicht hinter dem Schlunde in eine stärkere, neurale Ektodermverdickung über, welche die Anlage des Bauchstranges repräsentiert. Die Zellen dieser letztgenannten Ektodermverdickung treten mit dem alten Bauchstrange, der seinerseits, im Gegensatze zu dem alten Darm, keine neuen Zellen produziert hat, an der Amputationsstelle in feste Verbindung. Von diesen Anlagen entsteht die cerebrale und neurale zuerst, die der Kommissuren dagegen etwas später.

5. Die weitere Entwickelung des Neuralapparates geht am Kopfende in der Art vor sich, dass die gesamte Anlage sich vollständig vom Ektoderm abschnürt und an ihr Nervenfasern auftreten, welche in den Gehirnanlagen ungefähr central, in der Anlage des Bauchstranges dorsal von dem zelligen Teile derselben liegen und in den Kommissuren nur von wenigen

Zellen bedeckt sind. Diese Nervenfasern verbinden sich an der Amputationsstelle mit denen des alten Bauchstranges.

6. Am Schwanzende geht die Regeneration des Bauchnervensystems ebenso vor sich, nur behält hier die Neuralanlage in ihren hinteren Partien den Zusammenhang mit dem Ektoderm bei, wie in jedem normalen, wachsenden Schwanzende.

7. Die Ringmuskelfasern entstehen gleichfalls aus dem Ektoderm, nachdem die Abschnürung der Neuralanlage stattgefunden hat, und zwar auf die Weise, dass einzelne Zellen aus dem Ektoderm in das Innere der Leibeshöhle treten, sich an die Innenfläche derselben anlegen und quer zur Längsachse des Tieres in lange Muskelzellen auswachsen. Die Borsten entwickeln sich dadurch, dass vom Ektoderm her in die Anlagen der Borstenbeutel Zellen hineinwuchern, welche ihrerseits allmählich die Borsten abschneiden.

8. Das neue Mesoderm entsteht aus Zellen, welche am Kopfende zu beiden Seiten der Intestinalanlage, am Schwanzende ebenfalls seitlich von derselben, nur etwas mehr ventralwärts aus dem Ektoderm in die Leibeshöhle einwandern. Das Gros dieser Zellen gesellt sich nun, am Vorder- wie am Hinterende des Tieres, auf jeder Seite zu einer länglichen Platte zusammen, deren laterale Fläche konvex ist und sich an die Körperwand anlehnt und deren dorsalen Rand etwa das Niveau der oberen Grenzlinie des Darmes erreicht, während der ventrale hart an die Anlage des Bauchstranges stösst.

9. Bei diesen Mesodermplatten tritt am Kopf- und Schwanzende schon sehr früh der Länge nach eine Gliederung ein, derart, das am Kopfende jede der Platten seitlich gesehen in vier hinter einander liegende, kleinere Plättchen von ziemlich gleicher Grösse zerfällt, während am Hinterrande ebensolche Plättchen in unbestimmter Anzahl entstehen, die aber hier, wie im wachsenden Schwanzende, nach hinten zu immer kleiner werden. Sowohl das hinterste dieser kleinen Plättchen am Kopfende, als auch das vorderste derselben am Schwanzende grenzt mit seinem ventralen Rande an die Durchschneidungsstelle des alten Gewebes.

10. Charakteristisch ist der Umstand, dass die Gliederung dieser Mesodermplatten an beiden Körperenden früher stattfindet, als die der sich gleichzeitig mit ihnen bildenden ektodermalen Neuralanlagen.

11. Aus den Mesodermplatten bilden sich nun am Kopfende ungefähr zu gleicher Zeit, am Schwanzende jedoch von der Schnittstelle aus in centrifugaler Richtung fortschreitend zuerst die Längsmuskelplatten, dann weiterhin Borstenbeutel, Segmentalorgane, Seitenlinien (letztere wahrscheinlich aber nur teilweise) und Dissepimente, sowie auch schliesslich Leber-

zellen und Blutgefässe. Die Entwickelung dieser Organe geht hier durch Bildung einzelner Zellhaufen innerhalb jener Zellplättchen genau in derselben Weise vor sich wie im wachsenden, normalen Schwanzende der Naiden, nur mit dem Unterschiede, dass dieser Regenerationsprozess am Kopfende nach Wiederherstellung der vier Kopfsegmente seinen Abschluss erreicht, wogegen am Hinterende aus sehr naheliegenden Gründen der eigentliche Regenerationsprozess ohne erkennbaren Absatz allmählich in den normalen Wachstumsprozess übergeht, wie er im wachsenden Schwanzende der Naiden ständig stattfindet.

Nach Hepkes Auffassung haben wir also die Vorgänge bei den Regenerationsprozessen der Naiden als ein Zurückgreifen auf die Entwickelung anzusehen, da die Natur bestrebt ist, das neue Gewebe nicht direkt aus dem alten Zellenmateriale aufzubauen, sondern den Vorgang der Regeneration zunächst auf das Entwickelungsstadium der drei primären Keimblätter zurückzuführen, da ihre Zellen als embryonale Elemente eine ganz ausserordentliche Differenzierungsfähigkeit besitzen. Aus ihnen entstehen dann auf dem kürzesten und schnellsten Wege alle diejenigen Gewebe und Organe, deren das Individuum verlustig gegangen war, wieder aufs neue (pag. 290).

Diese Auffassung erinnert an die früheren Ergebnisse der Bülowschen Untersuchung über die Keimschichten im wachsenden Schwanzende von Lumbriculus, deckt sich im wesentlichen mit den Befunden von A. Michel an der regenerativen Schwanzknospe bei den Anneliden, steht aber in einem wichtigen Punkte in Widerspruch zu der Mitteilung Rievels, dass der neue Verdauungstraktus aus dem Entoderm stammt, während er nach Hepke vom Ektoderm gebildet wird. (S. diesen Bericht 1896, pag. 415 ff. und die Darstellung von F. v. Wagner im Bericht 1897, pag. 504.) Auch der Befund von Haase an Tubifex widerspricht den Angaben Hepkes.

Haase fand nämlich bei seinen Regenerationsstudien an Tubifex rivulorum, dass der Vorderdarm mit Ausnahme einer kleinen vordersten Partie entodermaler und nicht wie in der Ontogenie ektodermaler Herkunft ist. Dieses Resultat stimmt mit den Angaben von Rievel und v. Wagner über Nais und Lumbriculus und auch mit denen von Hescheler über die Lumbriciden gut überein, nicht aber mit denjenigen von Hepke über die Naiden, nach welchen der Vorderdarm einschliesslich des Pharynx aus einer soliden Ektodermwucherung des Vorderendes entsteht. Was das Nervensystem anbetrifft, so fand Haase, dass die Regeneration des Gehirns bei Tubifex im wesentlichen von einer paarigen Wucherung des Körperepithels ausgeht, während

das Bauchmark seinen Ursprung in einer vorderen und hinteren median gelegenen Ektodermverdickung ha..

Morgan untersuchte die Regenerationsfähigkeit der Gliedmassen beim Einsiedlerkrebs (Eupagurus longicarpus), um die theoretisch wichtige Frage zu entscheiden, ob die Häufigkeit des Verlustes von Körperteilen durch Verletzungen eine leichtere Regenerationsfähigkeit durch Anpassung herbeiführt, wie Weismann annimmt. Da diese Arbeit — und einige andere — Weismann zu einer ausführlichen Entgegnung und Darlegung seiner Anschauungen über Regeneration veranlasst hat, die Schrift von Weismann aber dem nächsten Berichtsjahr angehört, so werde ich im folgenden Bericht die ganze Frage im Zusammenhang erörtern, zumal auch noch andere Schriften für das Jahr 1899 vorliegen, die sich mit der Theorie der Regeneration beschäftigen.

Eugen Schultz berichtet über die Regeneration von Spinnenfüsse, die früher schon W. Wagner studiert hatte. In der Natur verlieren die Spinnen ihre Beine fast immer am Coxalgliede, was Schultz als Beeinflussung der Regeneration von der natürlichen Zuchtwahl auffasst. Es kann aber die Regeneration auch an jedem Punkte des Beines erfolgen. Nach Anlage des Schnittes findet zuerst eine Wundverstopfung durch einen Chitinpfropf statt, wie bei Carabus (Verhoeff). An der nachfolgenden Regeneration des neuen Gliedes nehmen dann alle Zellen der durchschnittenen Matrix teil. Die Haare und Klauen der Füsse werden gleichfalls und zwar früher als z. B. das Muskelgewebe regeneriert; die Klauen haben manchmal weniger, manchmal mehr Zähne als die normalen. Degeneration und Regeneration der Muskeln fand der Verfasser entsprechend den Vorgängen bei Wirbeltieren.

Besonders oft wurden im letzten Jahre wieder die Amphibien zu Regenerationsstudien verwandt.

Ross Granville Harrison experimentierte am Schwanze von Amphibienlarven mit der Bornschen Transplantationsmethode. Da Amblystoma sich wenig eignete, griff Harrison zu den Froschlarven (Rana sylvatica, R. virescens und R. palustris). Aus den Ergebnissen teile ich folgende mit:

6. Nach dem Abschneiden des Schwanzes wird dessen peripheres Nervensystem vom Rückenmark aus regeneriert. Zunächst entsteht ein einzelnes Nervenpaar aus Zellen, die im Rückenmark liegen. Ein Teil dieser Zellen schiebt sich auf die Nervenwurzel vor, um ein grosses Spinalganglion zu bilden. Nachher wandern einige Zellen noch weiter peripher dem neuen Nerven entlang und bilden ein bis drei kleine Ganglien als

Ersatz für die peripher gelegenen, bei der Operation verloren gegangenen Ganglien. Letztere werden aber nie vollzählig wieder hergestellt.

7. Das orale Ende der abgeschnittenen Schwanzknospe hat ein bedeutendes Regenerationsvermögen, wenn sie mit dem distalen Ende an den Körper eines anderen Individuums angeheilt wird. Das regenerierte Gebilde ist schwanzförmig, einerlei in welcher Körpergegend die Knospe angeheftet wird.

8. An einen Schwanzstummel angeheilt wird die Ähnlichkeit mit einem normalen Schwanz in manchen Fällen auffallend. Die naturgemässe Gestaltung als Schwimmorgan hängt in solchen Fällen von der Genauigkeit ab, mit der die gleichen Gewebe der beiden Komponenten vereinigt sind. Ist die Vereinigung ungenau, so entsteht ein gegabelter Schwanz.

9. Diese Vorgänge sind nicht als Heteromorphose (Schwanz an Stelle eines Kopfes oder Rumpfteiles) aufzufassen, denn der schwanzförmige Anhang ist als ein unvollständig regenerierter Rumpf zu betrachten.

10. Die Lage und Orientierung des umgekehrten Schwanzstummels während der Regeneration ist nur insofern von Wichtigkeit, als sie den Grad der Ausbildung beeinflusst. Weder die vorliegenden noch andere Versuche deuten darauf hin, dass der Einfluss des Gesamtorganismus aus dem sich regenerierenden Teil ein heteromorphisches Gebilde hervorrufen kann. Die funktionelle Anpassung wirkt somit nicht in der Richtung, dass aus einem bestimmt differenzierten Material etwas ganz anderes entstände.

11. Vereinigt man Körperteile verschiedener Species zu einem Individuum, so behauptet jeder Komponent seine spezifische Individualität. Die etwaigen Veränderungen, die an den verheilten Teilstücken auftreten, haben nicht den Charakter einer Bastardierung, d. h. sie erfolgen nicht in der Weise, dass die Eigenschaften des einen Teilstückes dem anderen aufgeprägt würden.

12. Wird bei derartigen Versuchen nur der Schwanz durch den einer anderen Art ersetzt, so bildet er zunächst einen vollständigen Ersatz für den ursprünglichen Schwanz; doch atrophiert er später und schwindet lange vor dem Beginn der Metaphorhose.

13. Wo ein kleiner Teil des Rumpfes mit dem Schwanz transplantiert wird, wird das Auftreten der Atrophie verzögert.

14. Auch wenn die beiden Bestandteile in der Vornierenregion zusammengeheilt werden, wächst die Larve wie normal und bleibt in vielen Fällen wochenlang gesund. Nur einmal gelang es, ein derartiges Exemplar bis nach der Metamorphose am Leben zu erhalten. Der entstandene Frosch hatte durchaus normale Instinkte, Bewegung und Empfindung; doch waren



die zwei zusammengeheilten Teile der beiden Species an Farbe und sonstigen spezifischen Merkmalen deutlich zu unterscheiden.

Die Hypothese G. Torniers von einer Entwickelungskorrelation zwischen Centralnervensystem und dem Gesamtorganismus findet keine Stütze in den Ergebnissen der Experimente von J. Loeb und A. Schaper. Loeb hatte Amblystomalarven vor der Metamorphose das Rückenmark dicht hinter dem Halsmark durchschnitten und beobachtete, dass trotz eingetretener Lähmung des hintern Körperendes die Metamorphose so stattfand, als ob das Tier unverletzt gewesen wäre. Es hat diese Operation in keinem einzigen Falle auch nur den geringsten Einfluss auf die Entwickelungsvorgänge ausgeübt (pag. 503).

Die Versuche A. Schapers an Amphibienlarven (Rana esculenta) führten zu entsprechenden Ergebnissen, die Schaper in folgende Sätze zusammenfasst:

1. Das Centralnervensystem hat während einer frühen Entwickelungsperiode keinerlei funktionellen Einfluss auf die vitalen Vorgänge im sich entwickelnden Organismus, es nimmt weder spezifische centripetale Reize auf, noch sendet es irgend welche spezifische Reize centrifugal, d. h. es hat weder sensible noch motorische, noch morphogenetische Funktionen. Auch der Stoffwechsel vollzieht sich unabhängig von ihm: wir sehen die Larve wachsen unter fortschreitender Resorption und Assimilation des Dotters. Alle Wachstums- und Differenzierungsvorgänge vollzogen sich nach typischen Prinzipien.

2. Die Entfernung des gesamten Gehirns, sowie der Sinnesorgananlagen des Kopfes und die dadurch veränderten nachbarlichen Beziehungen zu angrenzenden Organen hat keinerlei nachweisbaren Einfluss weder auf die Weiterentwickelung der letzteren noch auf die des Gesamtorganismus.

3. Diesen Erscheinungen entsprechend findet also die Entwickelung der einzelnen Teile eines Organismus während einer gewissen früheren Embryonalperiode im wesentlichen nach dem Prinzip der Selbstdifferenzierung (im Sinne Roux) statt. Eine korrelative Entwickelung benachbarter Organe oder eine funktionelle Kontrolle der Gesamtentwickelung durch ein Centralorgan ist nirgends nachweisbar (pag. 182).

Schaper erinnert dann daran, dass auch Born bei seinen Verwachsungsversuchen an Amphibienlarven zu ähnlichen Resultaten gelangt ist und dass nach den Erfahrungen der Teratologen auch bei menschlichen Embryonen die Centralorgane des Nervensystems ganz fehlen können, ohne dass die Entwickelung des Ganzen darunter leidet.

Barfurth gelang die experimentelle Herstellung der Cauda bifida bei Amphibienlarven, die hier, wie auch bei Reptilien (Eidechsen) durch Regeneration entsteht.

G. Tornier berichtet über eine junge Rana esculenta mit drei Vordergliedmassen an der rechten Seite, also einen Fall von Polymelie, der durch Superregeneration (Barfurth) entstanden ist. Die Ursache dieser Bildung war ein Schulterblattbruch, der zur Folge hatte, dass die Stammgliedmasse des Tieres im Wachstum stark zurückblieb, dass aber andererseits aus der Wundfläche des Halsrestes des zerbrochenen Schulterblattes eine Knorpelmasse durch Regeneration entstand, welche einen Ast schräg nach oben zum abgebrochenen Schulterblattstück sandte und einen anderen schräg nach unten. Dieser letztere verwuchs mit einer aus der Wundstelle des abgebrochenen Schulterblattstückes hervorsprossenden Knorpelpartie zu einem Vegetationskegel, welcher sich nicht nur zu einem doppelten Schulterblatthals, sondern auch zu einem vollständigen Schultergürtel nebst den dazu gehörigen zwei vollständigen Gliedmassen superregeneriert hat.

Esther F. Byrnes suchte die Bildung der Gliedmassenmuskeln bei Amphibien experimentell zu erforschen und fand, dass diese Muskeln sowohl wie der Knorpel und das Bindegewebe von der Somatopleura gebildet werden und dass die Myotomderivate für die Bildung der Gliedmassenmuskeln nicht wesentlich sind. Die Fähigkeit quergestreifte Muskeln zu bilden ist also nicht auf die Myotome, also auf das Mesothelium beschränkt, sondern auch die mesenchymatösen Zellen der Somatopleura können willkürliche Muskeln erzeugen. Ein Fundamental-Unterschied zwischen Mesothelium und Mesenchym existiert also nicht (pag. 132).

Da bei diesen Versuchen die ganze Gegend der Körperwand, an der später die Gliedmassen entstehen würden, zerstört wurde (Anat. Anzeiger 1898, pag. 106) und doch ein normales Bein entstand, so folgt daraus, dass auch andere Zellen, als die ursprünglich dazu bestimmten, die regenerative Herstellung des Beines übernehmen können, nämlich solche Zellen des Mesoderms („Somatopleura"), welche vor der Differenzierung der entsprechenden Anlagen in die Region der Gliedmassenbildung experimentell verlagert werden (pag. 107).

Da die Regenerationsfähigkeit der Organe bei den Vögeln sehr gering ist und bei erwachsenen Tieren bisher wohl nur am Schnabel beobachtet wurde (s. diesen Bericht 1892, pag. 147), so verdienen Beobachtungen dieser Art wegen ihres theoretischen Interesses Beachtung. Bordage berichtet über Schnabelregenerationen bei Kampfhähnen auf der

Insel Bourbon. Abgebrochene Partien des Schnabels werden regeneriert und zwar sowohl Knochen als Hornbekleidung. Ich füge diesen Erfahrungen eine neue hinzu, die sich auf Regeneration des Oberschnabels bei einem grünen südamerikanischen Sittich bezieht. Dieser Papagei war schon mehrere Jahre in der Gefangenschaft und hatte deshalb das Fliegen verlernt. Eines Tages fiel er aus dem offenen Fenster auf die Strasse und brach sich den Oberschnabel nahe der Wurzel ab. Von der Bruchstelle hing ein Hautlappen herab (Matrix = Mundschleimhaut + Periost), der wie die Bruchstelle stark blutete. Nach vier Wochen hatte sich von der Bruchstelle aus mit Zuhülfenahme der Matrix, die erhalten wurde, ein neuer Oberschnabel regeneriert, schöner und stärker als der alte, der mehrere Scharten gehabt hatte. Während der Regeneration musste das Tier künstlich ernährt werden. Zufällig fiel der Papagei bald darauf ein zweites Mal und brach sich die Spitze des regenerierten Schnabels ab; auch diese wurde vollständig regeneriert.

Die Regeneration erstreckte sich in beiden Fällen auf Horn- und Knochensubstanz. (Mündliche Mitteilung des Herrn Sanitätsrat Dr. Hausmann in Potsdam, in dessen Hause ich den Papagei September 1899 sah; die Bruchstellen des Schnabels waren noch sehr deutlich zu sehen.)

Für eine auf spezieller Anpassung beruhende Regenerationstheorie im Sinne von Weismann lässt sich diese Beobachtung insofern verwerten, als der Schnabel bei den Papageien bekanntlich Fress-, Kletter- und Kampforgan ist und wohl öfter abbrechen mag.

Wetzel hat seine Transplantationsversuche an Hydra (vergl. Bericht 1895, pag. 368) fortgesetzt und auf Hydra viridis und H. grisea ausgedehnt. Von allgemeinerem Interesse ist die Bedeutung dieser Versuche für die Frage einer tierischen Polarität. Die Polarität ist, wie Wetzel bemerkt, am eingehendsten bei Pflanzen untersucht worden (Vöchting) und es sind zwei Gruppen von Erscheinungen gefunden worden, die man als einen Ausfluss jener als Polarität bezeichneten unbekannten Grundeigenschaft betrachtet: Regeneration und Verwachsung. Bei der Regeneration ausgeschnittener Sprossteile bildet sich an ihrem Vorderende stets eine Spitze, am Hinterende stets eine Wurzel. Das ist die Regenerationspolarität. Bei den Transplantationen zeigt es sich, dass nur ungleichnamige Enden verwachsen, gleichnamige nicht oder mit nachfolgender Störung der Ernährung. Das wäre Verwachsungspolarität. Wie verhält sich nun Hydra bei diesen Vorgängen? Was die Verwachsung anbetrifft, so wurde z. B. zwei Exemplaren von Hydra grisea die hintere Körperhälfte weggeschnitten und die Kopfstücke mit ihren aboralen Schnittflächen verheilt. Es entstand ein einziges Tier, das einen langen Schlauch

bildete, der an beiden Polen in einen Kopf endigte. Die Verwachsung war also vollkommen und zwar verwuchs Ektoderm mit Ektoderm, Entoderm mit Entoderm und die Stützlamelle mit der des andern Tieres, also jedes Gewebe mit seinesgleichen, wie bei den Versuchen Borns an Amphibienlarven und Joests an Regenwürmern. Aus diesem Versuche und anderen schliesst Wetzel, dass die Verwachsung zwischen zwei gleichnamigen Polen der Hydra genau so vollständig erfolgt, wie zwischen ungleichnamigen, die früher von Wetzel erzielt wurde (Bericht 1895, pag. 368). Die Hydra verhält sich also in Bezug auf die Verwachsung wie die Kaulquappe und der Regenwurm, d. h. wie ein nichtpolarisiertes Tier.

Und wie verhält sich die Hydra in Bezug auf Regeneration? Die Mehrzahl der Experimente erzeugte Bildungen, die für den Ort ihrer Entstehung typisch waren. In einigen Fällen jedoch trat keine typische Regeneration ein, sondern eine Heteromorphose. Bei Hydra grisea bildete sich z. B. an Stelle eines Kopfes ein Fuss und in einem von Zoja an einem Exemplar derselben Art ausgeführten Experiment ebenfalls an Stelle eines Kopfes ein Fuss. In diesen Fällen erwies sich also Hydra als nicht polarisiert. Auch in dem Knospungsvorgange selber sieht Wetzel die Andeutung eines nicht streng polaren Verhaltens aller Teile der Polypen (s. pag. 84).

Es gelangen Wetzel ferner Verwachsungsversuche mit Exemplaren von Hydra grisea und H. fusca, während die entsprechenden Versuche mit H. viridis und fusca nicht so erfolgreich waren.

d) Regeneration der Gewebe, Transplantation, kompensatorische Hypertrophie, Bildung der Geschwülste, Differenzierung.

1. Physiologische Regeneration der Gewebe.

Paladino teilt das Ergebnis seiner Untersuchungen über das Ovarium der Bärin (Ursus arctos) mit, welche, wie im vorigen Bericht (1897) schon bemerkt wurde, die physiologische Regeneration der epithelialen Gebilde des Ovariums deutlich zeigt. Diese Regeneration der Eischnüre und Eischläuche findet beständig statt bis zum Ende der Fruchtbarkeit, nimmt aber schon gleich nach der Geburt an Intensität ab. Die Ergebnisse sind:

1. Que l'ovaire de l'ourse se prête tout spécialement pour démontrer que les cordons et les tubes ovariques forment un vrai réseau glandulaire à mailles très irrégulières et avec des rameaux courant dans les directions les plus diverses.

2. Que l'ovaire de l'ourse rappelle le type de celui des carnivores, mais qu'il s'en distingue par la petitesse des éléments épithéliaux ou parenchymaux et parce qu'il ne présente pas l'aggrégation des follicules primordiaux, sous la zone connective périphérique appelée albuginée.

3. Que, chez l'ourse adulte, il y a une reproduction marquée du parenchyme ovarique, grâce à la répétition du processus de formation primordiale.

4. Que les rameaux du réseau parenchymal ovarique ne peuvent être confondus avec les tubes ou cordons résidus de l'organe segmentaire.

5. Que l'ovaire est un organe dans lequel la régénération du parenchyme respectif est très vive et continue.

Morpurgo fasst die Ergebnisse seiner Studien über die postembryonale Entwickelung der quergestreiften Muskeln von weissen Ratten in folgende Sätze zusammen:

1. In der ersten Periode des extrauterinen Lebens vermehren sich bei weissen Ratten die Fasern der Skelettmuskeln; die Neubildung derselben ist von einem mitotischen Kernteilungsprozesse an noch wenig differenzierten Elementen eingeleitet.

2. Nach Abschluss des mitotischen Prozesses findet keine Vermehrung der Fasernanzahl statt. Die Muskelkerne vermehren sich weiter durch Amitose in dem Masse, wie der Muskel an Länge zunimmt.

3. Die Verdickung der Muskeln ist nach den ersten Perioden der postembryonalen Entwickelung von der Vermehrung der Fasern und deren Kerne unabhängig; sie ist lediglich auf Zunahme der kontraktilen Substanz zurückzuführen.

Die von Bizzozero entdeckte periodische Abstossung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus piceus L. (Imago) wurde von C. Rengel in ihren Hauptzügen bestätigt, im einzelnen erweitert und auch bei verwandten Gattungen (Hydrous und Hydrobius) und einer Käfergattung mit ganz anders konstruiertem Mitteldarm, nämlich bei einigen Lamellicorniern, aufgefunden. Die Erneuerung des gesamten Mitteldarmepithels geschieht in der Zeit des lebhaftesten Stoffwechsels, zur Zeit der Fortpflanzung, in Abständen von nur 36 Stunden. Rengel schildert ausführlich die Thätigkeit der Längs- und Ringmuskulatur des Darmes bei der Ablösung der Epithels, das Verhalten der Darmdivertikel u. s. w. In diesen Darmdivertikeln unterscheidet er mit Bizzozero drei Zellgruppen. An den distalen Polen liegt ein Regenerationsherd, ein Komplex von Zellen embryonalen Charakters, meist ohne deutlich bemerkbare Zellgrenzen, in welchen karyokinetische Kernteilungsfiguren recht häufig anzutreffen sind. Neben diesen findet

sich eine Zone langgestreckter Zellen in radialer Anordnung und dann folgt die dritte mächtigste Zone, das eigentliche Bekleidungsepithel des Divertikellumens. Sie gleichen vollkommen den Epithelzellen im eigentlichen Darmtraktus und sind dazu bestimmt, diese nach ihrer Abstammung zu ersetzen.

Einen ähnlichen periodischen Epithelwechsel beobachtete Möbusz bei den Larven von Anthrenus verbasci L. und Dermestes lardarius L., die bei jeder Häutung das Mitteldarmepithel in toto abwerfen und regenerieren. (Rengel, pag. 454.)

2. Pathologische Regeneration der Gewebe.

Den Mitteilungen von Leo Loeb über Regeneration des Epithels, die an der Haut der Ohren von Meerschweinchen studiert wurde, entnehme ich folgende Angaben. Die Deckung des Defektes wird durch aktive Wanderung der Epithelzellen hervorgebracht (pag. 347), wobei die Zellen einer „stereotropischen Reizbarkeit" unterliegen (pag. 355). Eine Zellgrenze ist zwischen den wandernden Zellen nicht zu sehen; die Zellen dringen in den Schorf vor (pag. 298). An den Stellen, wo die regenerierenden Epithelplatten sich vereinigen, sieht man in sehr vielen Fällen Cysten und atypische Epithelwucherungen entstehen (pag. 333). Epithelien, die von der darüber liegenden Epitheldecke getrennt im Bindegewebe liegen, gehen sehr oft als Riesenzellen zu Grunde (pag. 339). Die Kernvermehrung des in Regeneration befindlichen Epithels geschieht auf mitotischem und amitotischem Wege (pag. 349).

Nach Tschistowitsch spielen in dem Prozess der Heilung, der Restitution von Hirndefekten die Bindegewebselemente der Pia und der Gefässe fast die einzige und jedenfalls die Hauptrolle, während die Teilnahme der Neuroglia eine unbedeutende ist und sich auf Bildung einer sekundären sklerotischen Zone um die Narbe oder den Fremdkörper beschränkt. Eine Regeneration der Nervenzellen ist ganz und gar nicht zu konstatieren. Als Versuchsobjekt dienten junge und erwachsene Kaninchen, Hunde und Tauben. Zu dem Litteraturbericht bemerke ich, dass ich die mitotische Regeneration des Rückenmarks bei Amphibien 1891 festgestellt habe (Archiv f. mikr. Anat., 37 Bd., Taf. XII—XIII).

Das schwierige Gebiet der Nervenregeneration ist in den letzten Jahren vielfach, besonders von pathologischen Anatomen, beschritten worden, ohne dass über die Kernfrage eine Einigung erzielt wurde. Diese Kernfrage betrifft die Entstehung des neuen Achsencylinders, der nach den Untersuchungen von Waller, Brust, Ranvier, Vanlair, Bar-

furth, von Notthaft, Ströbe, Kolster durch Auswachsen aus dem centralen Stumpf, nach der Ansicht von v. Büngner, Galeotti und Levi, P. Ziegler, Wieting dagegen von den proliferierten Elementen der Schwannschen Scheide entsteht. Eine Mittelstellung nehmen Howell und Huber insofern ein, als sie über die Entstehung des neuen Achsencylinders nichts Bestimmtes aussagen können; sie neigen aber zu der Ansicht, dass der junge Achsencylinder aus dem alten auswachse und sich mit der schon vorgebildeten Markscheide umkleide. Da ich über diese mir unzugängliche Arbeit, die ich schon im Bericht von 1892 erwähnte, noch keine Inhaltsangabe machen konnte, so gebe ich hier ein Referat darüber nach der Arbeit von Wieting:

Gleichzeitig mit dem Zerfall der von ihrem Centrum getrennten Nervenfasern beginnen in beiden Stümpfen die Schwannschen Zellen zu wuchern und erfüllen die alten Scheiden mit einer weichen, meist homogegen Protoplasmamasse, in deren Mitte die Kerne liegen; es tritt dabei eine chemische Umwandlung des Marks und der Achsencylindersubstanz ein; so entstehen die embryonalen Fasern Neumanns, in denen sich zunächst durch Differenzierung aus dem Protoplasma eine neue Schwannsche Scheide bildet. Diese „embryonalen" Fasern („embryonic fibres") (die wohl den „Bandstreifen" v. Büngners entsprechen dürften?) sind imstande, centrale Reize weiterzuleiten, ohne die oft rapide Widerherstellung der Funktion nach Nervenverletzungen; ja es kommt vor, das zwischen den zwei Stümpfen einer einzelnen Faser sich so schnell die embryonale Faser ausbildet, dass das periphere Stück vor dem Untergang bewahrt bleibt. Bei ungenügender Koaptation kommt es nur zur Ausbildung dieser embryonalen Fasern ohne Mark und ohne Achsencylinder, höchstens einmal zu ganz abortiven Anlagen desselben. Unter günstigen Bedingungen aber bildet sich bald in dem konfluierenden Protoplasma in diskontinuierlichen Anlagen das Mark, indem meist in der Nähe der Kerne längliche Tropfen ausgeschieden werden und nach und nach zu einer kontinuierlichen Markscheide sich verbinden, an der sehr frühzeitig die Lantermannschen Einkerbungen und die Ranvierschen Schnürringe sichtbar werden.

Über die Entstehung des neuen Achsencylinders können die beiden Autoren nichts Bestimmtes aussagen; aber wenngleich sie nicht gesehen haben, „whether the new axis has grown out from the old, or is simply fused with it", so neigen sie doch in Ansehung der am fertig gebildeten Achsencylinder beobachteten Bilder der Ansicht zu, dass der junge Achsencylinder aus dem alten auswachse und sich mit der schon vorgebildeten Markscheide umkleide. Der Übergang von dem alten zum jungen Achsen-

cylinder ist schmal und einfach, weiter peripher tritt bisweilen eine Verzweigung zu mehreren Fasern auf.

Jedes interannuläre Segment steht, vielleicht mit Ausnahme des Achsencylinders, unter Kontrolle je eines Kernes, der seinerseits die Reize vom Centrum durch den Achsencylinder erhält; sobald diese aufhören, beginnt der Zerfall der zugehörigen Elemente.

Die Darstellung des letzten Autors auf diesem Gebiet, Wieting, scheint übrigens geeignet eine Verständigung anzubahnen. Wieting steht im wesentlichen ganz auf dem Boden von Büngners, indem er die regeneratorischen Vorgänge bei der Nervenregeneration in den ersten Stadien durchaus von den Kernen der Schwannschen Scheide ableitet. Er sagt dann aber: Es bildet sich also auf der ganzen der Wiederherstellung harrenden Strecke des Nerven ein grosses Material an Protoplasma (aus den Zellen der Schwannschen Scheide, Ref.), dessen weitere Differenzierung nun die endgültigen Gebilde schaffen soll. Am vierten und ganz vereinzelt bereits am dritten Tage, treten innerhalb des protoplasmatischen Inhalts der alten Schwannschen Scheiden allerfeinste Fibrillen auf und zwar stets im unmittelbaren Anschluss an den centralen Achsencylinder . . . (pag. 56—57). „Etwa am fünften Tage tritt nun, ebenfalls vom centralen Abschnitt nach der Peripherie fortschreitend, eine schärfere Anordnung der Protoplasmamassen und Fibrillen ein, indem sich fein fibrilläre, blassrosa gefärbte, sonst homogene Bandstreifen bilden." Später verwischen sich die Zellgrenzen, das Protoplasma zieht sich äusserst lang aus und legt sich als ziemlich feinkörniger Überzug schalenförmig platt den Bandstreifen an, die jedesmal an der Stelle des Kernes eine kleine Zelle zeigen (pag. 58). „Diese protoplasmatische Hülle grenzt sich nun immer deutlicher von dem Bandstreifen ab und ganz allmählich tritt in ihr ein feiner grauer Überzug an der Aussenfläche der jungen leitenden Substanz, die nun wohl den Namen des Achsencylinders verdient, auf. Der graue Überzug ist die erste Anlage der neuen Markscheide und ist ebenfalls als ein Ausscheidungsprodukt der Zellen zu betrachten; es erfolgt diese Ausscheidung gleichfalls im unmittelbaren Anschluss an das centrale Ende und schreitet nach der Peripherie fort" (pag. 58—59). „Gleichzeitig mit diesen Vorgängen der Achsencylinder- und Markscheidenneubildung erhalten die Schwannschen Zellen eine eigentümlich lineare Begrenzung nach aussen, wie wenn die äusserste Lage des Protoplasmas sich zu einer feinen Cuticula umbildete. Diese

feine strukturlose Hülle bildet so frühzeitig die Abgrenzung der Bandstreifen gegen die übrigen innerhalb der alten Scheidenschläuche sich findenden Bestandteile und ist als die sich neubildende junge Schwannsche Scheide aufzufassen" . . . (pag. 59). Wieting hebt später nochmals hervor, „was vielleicht von Büngner nicht genügend betonte, dass die Fibrillenbildung direkt im Anschluss an den alten Achsencylinder auftritt und nun der Prozess gleichmässig, nicht sprungweise, peripherwärts fortschreitet, dass also von Anfang an eine Verbindung mit dem alten Achsencylinder vorhanden ist." ... „Es handelt sich dabei aber nicht um ein einfaches Auswachsen der alten Faser, der die Schwannschen Scheidenzellen nur den Weg weisen, sondern es handelt sich um eine fibrilläre Umwandlung des von den Kernen der Schwannschen Scheide gelieferten Protoplasmas oder um eine Fibrillenbildung im Protoplasma im Anschluss an die Fibrillen des alten Achsencylinders."

Nach dieser Darstellung haben wir also eine Bildung des neuen Achsencylinders im direkten Anschluss an den centralen Stumpf und es mag durch weitere Untersuchungen entschieden werden, ob diese Bildung durch Auswachsen des alten Achsencylinders oder durch fibrilläre Umwandlung des von den Kernen der Schwannschen Scheide gelieferten Protoplasmas unter dem Einfluss eines „centralen Reizes" (Wieting) vor sich geht.

Im Anschluss hieran gebe ich noch den kurzen Bericht Wietings über eine Arbeit Korolows wieder, die den Ursprung und die Bedeutung der Ganglienzellen bei der Regeneration verletzter Nerven behandelt. Nach Korolow bilden sich als regenerativer Vorgang „im centralen Schnittende echte Ganglienzellen (!!), sie entwickeln sich weit entfernt und also absolut unabhängig vom Nervencentrum. Innerhalb der alten Schwannschen Scheide schwillt die Marksubstanz am centralen Stumpfe an; diese Anschwellung besteht aus einem hypertrophischen Protoplasma mit einer Beimischung des alterierten Marks von homogener und körniger Beschaffenheit; darin finden sich wirkliche Kerne; die markprotoplasmatischen Verdickungen" — „Schollen oder Globuli" — haben verschiedene Grösse, sie sind als „Keimnervenzellen" zu betrachten, denn sie tragen den Habitus der echten Nervenzellen, enthalten wirkliche Kerne und bekommen später Auswüchse, die in die wirklichen Nervenachsencylinder übergehen. Indem die neuen von den alten auswachsenden Achsencylinder auf Kosten „dieser bis jetzt so rätselhaft gebliebenen Nervenelemente" sich allmählich entwickeln, werden diese kleiner, und so bleiben auf dem Wege der Nerven die Kerne der Elemente allein mit einem Rest von Protoplasma übrig,

welche nun die „bekannten Kerne der Nervenfasern" bilden. Diese Fasern sollen den Remakschen oder marklosen Elementen innerhalb der grossen markhaltigen Stämme entsprechen, doch ist nicht ausgeschlossen, dass sie auch zur Neubildung der markhaltigen Fasern in Beziehung stehen.

„Die Angaben Korolows sind zu wenig ausführlich, als dass man entnehmen könnte, was er mit jenen Ganglienzellen meint; vielleicht sind sie identisch mit jenen protoplasmareichen Zellen der Schwannschen Scheide, die an den centralen Stumpf sich anlegen und die erste Bildungsstätte der jungen Faser darstellen."

Neumann macht neuerdings mit Recht darauf aufmerksam, dass er den Vorgang der Nervenregeneration schon 1880 im wesentlichen so geschildert hat, wie er von neueren Beobachtern (von Büngner, Wieting) der Hauptsache nach auch dargestellt wird. Bei Neumann (Archiv f. mikr. Anat., 18. Bd., pag. 336—337) heisst es: „ich sehe . . . keine andere Möglichkeit der Erklärung, als die Annahme, dass die neuen Fasern einer in dem protoplasmatischen Inhalt der degenerierten Fasern eintretenden spezifischen Differenzierung („formativen Thätigkeit") ihren Ursprung verdanken und dass der Impuls zu dieser Differenzierung sich in der Richtung vom Centrum nach der Peripherie von Strecke zu Strecke fortpflanzt, sodass die neuen Fasern also aus lauter einzelnen Segmenten sich aufbauen, die erst nachträglich verschmelzen. Dass hierbei von den im Protoplasma enthaltenen Kernen die Bildung der einzelnen Segmente ausgeht und dass diese Kerne somit gewissermassen die Angriffspunkte für den centralen Impuls darstellen, kann vielleicht als wahrscheinlich bezeichnet werden."

Pace fand bei seinen Experimenten über die Degeneration und Regeneration markhaltiger Nervenfasern, dass der periphere Teil der durchschnittenen Nervenfaser immer degeneriert, dass in der Schwannschen Scheide und im Endoneurium Mitosen — öfter atypische — auftreten und dass eine teilweise Reparation des Nerven vom Achsencylinder der Fasern ausgeht. (Nach dem kurzen Referat im Litteraturbericht des Anat. Anz., 1898, pag. 85.) Die Versuche wurden an Rana, Triton, Kaninchen angestellt.

Über eine erstaunliche Nervenregeneration nach Exstirpation des Ganglion trigemini berichtet Garrè. Trotz Resektion des genannten Ganglions hatten sich der dritte und zweite Ast des Trigeminus — der letztere sogar zweimal! — in toto regeneriert. Diese weitgehende Regeneration ohne Verbindung mit dem Centralorgan erklärt Garrè durch Vermittelung anderer kollateraler Nervenbahnen, sodass das sensible Trige-

minuscentrum gewissermassen auf Umwegen mit der Peripherie sich in Verbindung gesetzt hat. Es lässt sich nach Garrè vermuten, dass ausser dem Facialis, der durch die Chorda tympani dem dritten Ast des Trigeminus motorische Fasern zuführt, vor allem der N. glossopharyngeus in Betracht kommt.

Entwickelungsmechanisches Interesse bieten die Versuche Forrsmanns über die Ursachen, welche die Wachstumsrichtung der peripheren Nervenfasern bei der Regeneration bestimmen. Die Nervenstümpfe von Kaninchen und Meerschweinchen wurden in Strohhalmröhrchen eingeführt und dann das Verhalten der Nervenfasern nach verschieden langer Zeit an geeigneten Schnitten studiert. Aus mehreren Versuchen ergiebt sich, dass das periphere Nervenstück die Fasern herangelockt hatte, dass sie haufenweise der Lockung Folge leisteten und geraden Wegs zu ihm vorgedrungen waren. Weitere Versuche lehrten, dass nicht nur der seine Lage und seine alte Verbindung beibehaltende Nerv, sondern auch ein herausgenommener und wieder eingelegter Nervenstumpf diese anziehende Wirkung auf auswachsende Fasern ausübte. Um dann zu erforschen, ob die Nervensubstanz an sich diese Wirkung ausübe, wurde weiterhin Gehirnsubstanz zur Füllung der die Nervenstümpfe verbindenden Röhrchen benutzt und zur Kontrolle wurden leere Röhrchen angewandt. Zwei Versuche zeigten, dass in das mit Gehirnsubstanz gefüllte Röhrchen ein dicker Stamm neugebildeter Fasern emporstieg, während in dem leeren Röhrchen nur einige wenige Fasern sichtbar waren. Der Verf. zieht aus diesen Ergebnissen den Schluss, dass chemotropische Reize bei diesen Vorgängen wirksam sind und bezeichnet den von ihm aufgefundenen Richtungsreiz als Neurotropismus. Er macht dabei auf den von Roux entdeckten Cytotropismus als eine analoge Erscheinung aufmerksam und erinnert an die Äusserungen von Born, der bei der Vereinigung der Teilstücke von Amphibienlarven auch chemotaktische Vorgänge für wirksam hält.

3. Transplantation.

Ribbert hatte bei seinen Transplantationsversuchen u. a. die von Haut befreite Schwanzspitze des Kaninchens in eine Hauttasche des Rückens nahe der Schwanzwurzel eingeführt und sie dort anheilen lassen. Da hierbei das Organ über seine dorsale Fläche so gebogen wurde, dass es Ringform annahm, so wollte er an diesem Objekt feststellen, auf welche Weise Knochen bei geänderter Inanspruchnahme ihre Gestaltung ändern, wie also sich die Wirbel in diesem Falle der Biegung anpassen würden.

„Es ergab sich, dass an der abnorm gekrümmten Schwanzwirbelsäule des Kaninchens die alten Knochenteile nur geringe Umbildungen erfuhren, dass vielmehr die Form der Wirbel fast ausschliesslich durch Neubildungsvorgänge auf der konkaven Seite der Knochen und der Intervertebralscheibe und durch Resorption an der Konvexität geändert wurde. Die neugebildeten Teile entstanden zunachst ohne eine nachweisbare funktionelle Beanspruchung, nahmen aber schliesslich eine den geänderten Bedingungen angepasste Beschaffenheit an. (pag. 554.)

Die Transplantation kleiner Hodenstückchen in die Bauchhöhle ergab nach Göbells Experimenten, dass ein Teil des Hodengewebes lebenskräftig bleibt und sich entwickelt. Nach drei Tagen wird dieser Teil bereits von neugebildeten Gefässen versorgt. Es ergiebt sich danach mit Wahrscheinlichkeit, dass die Regeneration vielleicht sogar bis zur Spermatogenese fortschreiten wird, wie es in entsprechenden Versuchen von Berthold an Hähnen geschah. Diese Ergebnisse würden also, wie Göbell bemerkt, ein Analogon zu dem Versuchresultat E. Knauers bilden, der bei transplantierten Ovarien Geburt am normalen Ende der Schwangerschaft eintreten sah.

Ganz entsprechend sind die Beobachtungen von Alessandri über Einpflanzung lebender Gewebe, speziell der Niere. Bei der Einpflanzung von Niere auf Niere tritt zuerst frühzeitige, fast vollständige Nekrose des eingepflanzten Keils ein, welche vorzugsweise die Kanälchen, weniger die Glomeruli trifft und in der Mitte des eingepflanzten Stückes beginnt. Doch scheint ein Teil der peripheren, den Rändern nächsten Kanälchen einen Zustand relativer Lebendigkeit zu behalten. Auch in der die Einpflanzung aufnehmenden Niere findet in der ersten Zeit an der der Operationsstelle zunächst liegenden Zone Zerstörung der Kanälchen statt, während die Gefässelemente Widerstand leisten, und dies erklärt die Anhäufung der Glomeruli, die man sehr deutlich nach einigen Tagen beobachtet, und die, wie festgestellt wurde, auch bei Einpflanzung anderer Gewebe in die Niere an dem das eingepflanzte Stück aufnehmenden Rande eintritt. Mit der Zeit, wahrscheinlich begünstigt durch den vermehrten Blutzufluss, findet Neubildung von Kanälchen statt, während in den am meisten peripheren Stellen der Einpflanzung, vielleicht wegen Verzögerung der Gefässverbindung, das Leben wieder beginnt. Der nekrotische Teil nun, der fast das ganze eingepflanzte Gewebe ergreift, wird aufgesaugt und an seiner Stelle bildet sich Narbengewebe, welches sich zusammenzieht, sodass an der äusseren Oberfläche der Niere eine merkliche Vertiefung entsteht, sowie eine Annäherung der Seiten des Keils zu einander, die fast in Berührung kommen, wobei die Narbe zuletzt sehr

gering ausfällt, während das Nierengewebe ohne scharfe Grenze von einer Seite zur anderen übergeht und der Zustand der verletzten Zone fast wieder normal wird.

Heterologe Einpflanzungen von Nierengewebe in Milz, Leber, Hoden und subkutanes Bindegewebe haben immer negative Resultate ergeben. Dasselbe ist der Fall mit den Einpflanzungen von Hoden, Ovarien, Pankreas und Speicheldrüse. (Referat von Ottone Barbacci im Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat. 1898, pag. 309.)

Pantaleone berichtet über eine gelungene Implantation der Schilddrüse. Er ist der Ansicht, dass die Drüse, in ihrem ganzen histologischen Bau regeneriert, während des ganzen Lebens des Tieres fortbestehen kann, ohne in Atrophie zu zerfallen; sie kann also auch funktionieren und den thyreoidektomierten Tieren das Leben erhalten. (Referat von Barbacci im Centralblatt für allg. Path. u. s. w. 9. Bd., pag. 312.)

Es erinnert dieser Befund an die zuerst von v. Eiselsberg ausgeführte erfolgreiche subperitoneale Einpflanzung der Katzenschilddrüse (dieser Bericht, 1892). Die Versuche v. Eiselsbergs sind neuerdings von Sultan erfolgreich wiederholt worden. Die histologische Untersuchung der Transplantationen im Zeitraum von 24 Stunden bis zu 9 Wochen ergab allgemein centrale Nekrose, peripheres Erhaltenbleiben von Follikeln, Bildung von neuen Kapillaren, Neubildung von Follikeln. Mit dem Alter der Transplantationen nimmt die Menge der wohl ausgebildeten Follikel zu. Nach 14 Tagen ist von Nekrose nichts mehr zu finden. Die Befunde an älteren Transplantationen gestatten wohl keine andere Deutung, als dass es sich eigentlich um eine Regeneration des Schilddrüsengewebes (Ribbert) handelt, ausgehend von einem Saum erhaltenen Gewebes. Dafür spricht das konstante Auftreten der grössten, also ältesten Follikel an der Peripherie und die ausserordentliche Menge von Mitosen, welche sich in der Schicht undifferenzierten Epithels, die auf die periphere Schicht nach innen zu folgt, finden. Die Regeneration scheint parallel der Versorgung mit neuen Gefässen fortzuschreiten. Die Epithelzellen der mittleren und grösseren Follikel lassen deutlich Sekretionserscheinungen erkennen in Form von Tröpfchen, die im Zellplasma liegen und die Färbung des Follikelinhalts annehmen. Ausserdem sind an den mit Osmiumgemischen fixierten Präparaten Follikelepithelien sichtbar, die mit den Langendorffschen „Kolloidzellen“ identisch sind.

Nach E. Neumann haben die Versuche über Nerventransplantation das Ergebnis, dass, wie früher schon Ranvier angegeben, in transplantierten Nerven dieselben Veränderungen zustande kommen können, welche wir in dem peripheren Teile eines in seiner Kontinuität getrennten

Nerven seit lange kennen: Zerklüftung des Marks in längere cylindrische Bruchstücke, allmähliche Reduktion derselben auf kleinere Markballen, Einschaltung einer protoplasmatischen Substanz zwischen diese Markfragmente, Vergrösserung und Vermehrung der Kerne, bisweilen auch Absonderung einzelner Protoplasmateile in Form zellähnlicher Gebilde, in welchen Kerne und Markreste eingeschlossen sind. Sie behalten also nur für einen gewissen Zeitraum ihre Lebensfähigkeit und gehen dann unter. „Prinzipiell stimmen diese Veränderungen überein mit zahlreichen Erfahrungen über die Transplantation anderer Gewebsteile, und sie scheinen gewissen theoretischen Anschauungen, zu welchen diese geführt haben, und als deren Vertreter namentlich Ribbert zu nennen ist, das Wort zu reden" (pag. 534).

Kapsammers Untersuchungen über das Verhalten verletzter Knochen nach Ischiadicusdurchschneidung ergaben, dass diese Durchschneidung auf die Callusbildung keinen Einfluss habe, der auf direkter oder angioneurotischer Grundlage fussen würde.

Seitdem Grawitz darauf aufmerksam machte, dass nicht nur die Erregbarkeit der histologischen Elemente, sondern auch die Erholungs- oder Wiederbelebungsfähigkeit als gleichberechtigtes Kriterium des Lebens gelten muss, wurden zahlreiche Experimente über diese Fähigkeit der Gewebe angestellt, die ja für die chirurgischen Transplantationen auch von grosser praktischer Wichtigkeit sind. Wentscher konservierte Hautläppchen in physiologischer Kochsalzlösung 2—10 Tage lang, trocken 7—22 Tage lang und vollzog bei beiden Methoden — die negativen und zweifelhaften Resultate lasse ich unberücksichtigt — erfolgreiche Transplantation. Die Widerstandsfähigkeit menschlicher Epidermiszellen gegen antiseptische Flüssigkeiten verschiedener Art (pag. 155) ist sehr gering, gegen Einwirkung der Kälte (mehrere Grade unter Null bis zu 14 Stunden) verhältnismässig gross, gegen Wärme erheblich geringer, sodass Temperatur über 50° C. wahrscheinlich überhaupt vernichtend wirken.

Auf die entsprechenden Versuche von Garrè, Ljunggren, Enderlen u. a. wurde schon im vorigen Bericht hingewiesen.

A. Henle berichtet über eine Transplantation, bei welcher die entnommene Haut 48 Stunden in Kochsalzlösung im Eisschrank aufbewahrt wurde und gut angeheilt ist. Grohé beobachtete an Periostlappen, welche einem schon längere Zeit toten Kaninchen entnommen waren, noch 100 Stunden nach dem Tode des betreffenden Tieres volle vitale Proliferationsfähigkeit, sodass sich ein mandelkerngrosses Knochen- und Knorpelstück gebildet hatte.

Nach den Erfahrungen von A. Köhler gelingen Thiersch sche Transplantationen auch in der Weise, dass die abgeschälten Streifen direkt auf die nicht angefrischte Geschwürsfläche gelegt wurde. (Deutsche med. Woch. 1898. Vereins-Beilage, pag. 139.)

Am Schluss dieses Abschnittes über Transplantation gebe ich die zusammenfassende Darstellung Ribberts wieder, der auf diesem Gebiete mit besonders gutem Erfolge gearbeitet hat.

„1. Eine Transplantation mit dem Erfolg, dass die verlagerten Teile ganz oder teilweise an dem neuen Standort lediglich anwachsen, lässt sich wohl mit den meisten Geweben durchführen. Denn für sie ist vor allem die Möglichkeit einer Ernährung massgebend. Wäre es denkbar, dass man auch ganze Organe sofort ausreichend mit Nahrung versorgen könnte, so würden sie in toto anheilen. Das gelingt aber begreiflicherweise nicht. Daher denn umfangreiche Teile stets höchstens peripher erhalten bleiben, central absterben. Je kleiner die Stücke sind, desto leichter wird ein günstiges Resultat möglich werden.

2. Eine Transplantation aber mit dem Erfolg, dass der verpflanzte Teil auch funktioniert, ist nur ausnahmsweise zu erzielen. Eine Drüse kann im allgemeinen nur thätig sein, wenn sie ihr Sekret abgeben kann, andernfalls atrophiert sie. Ebenso geht der verlagerte Muskel zu Grunde, da seine Kontraktion aufhört. Also nur solche Gewebe können mit Erhaltung der Funktion transplantiert werden, welche am neuen Standort die Bedingungen ihrer Thätigkeit finden, aber von der Beschaffenheit der Umgebung, vom Nerveneinfluss u. dergl. ganz oder doch bis zu einem gewissen Grade unabhängig sind. Ein solches Organ ist die Schilddrüse. Sie hat nur eine sogenannte innere Sekretion, sie liefert ihr Produkt in die Lymphbahnen oder Blutgefässe ohne Vermittelung eines Ausführungsganges ab. Das kann sie auch noch, nachdem sie transplantiert wurde. Ebenso wird ihr auch noch das zur Funktion erforderliche Material mit dem Blutstrom zugeführt. Sie ist also von der Beschaffenheit der Umgebung unabhängig und die Nerven des normalen Organes werden zwar für die Regulierung der funktionellen Thätigkeit, nicht aber für diese selbst notwendig sein.

Ein zweites hierhergehöriges Organ stellt das Ovarium dar. In geeigneter Weise transplantiert bringt es auch nachher noch seine Eier zur Entwickelung. Dazu sind also die Nerven nicht erforderlich.

Das dritte Organ ist die Mamma, aber wohl nur, wenn sie in einer die normalen Lagerungsverhältnisse einigermassen wiedergebenden Weise verpflanzt wird. Eine Entleerung der Milch nach aussen scheint dabei nicht eigentlich erforderlich. In sofern stimmt das transplantierte Organ

mit dem an normaler Stelle befindlichen überein. Denn auch dieses sahen wir functionell anschwellen und Milch produzieren, obgleich es sein Produkt bei der vorhergehenden Geburt nicht hatte entleeren können.

Merkwürdig ist es, dass die Milchbildung sich auch an dem neuen Standort an die Geburt anschliesst. Die von dem trächtigen Uterus ausgehende Anregung kann also nur durch den Blutstrom vermittelt werden.

3. Eine fernere Bedingung für das Gelingen der Transplantation ist die Verpflanzung eines in sich geschlossenen Abschnittes. Kleine Stückchen auch von solchen Organen, die als Ganzes erfolgreich verlagert werden können, unterliegen meist einer Rückbildung. So ist es z. B. bei dem Ovarium und der Mamma. Die Schilddrüse dagegen verhält sich anders. Sie wächst auch bei Übertragung kleiner Teile an, aber bei ihr sind eben auch die einzelnen Follikel für sich selbständig.

4. Die Transplantation ist viertens bei Säugetieren nur möglich, wenn sie im Bereich desselben Individuums oder doch derselben Species vorgenommen wird.

Gregorieff hat die Ovarien auch bei Verpflanzung auf ein zweites Tier anheilen sehen. Ich selbst habe auch solche Versuche mit positivem Ergebnis vorgenommen, begnüge mich aber mit diesem Hinweis, da ich erst noch weitere Experimente zum Abschluss bringen will.

Die Übertragung auf ein anderes Individuum gelingt aber nicht mit allen Geweben und unter allen Bedingungen. Während ich in Lymphdrüsen verpflanzte Schilddrüsenstückchen bei demselben Kaninchen stets anheilen sah, starben sie auf einem andern Tier ebenso regelmässig ab. Doch mag ein Erfolg bei nahe verwandten, z. B. aus demselben Wurfe stammenden Tieren nicht ausgeschlossen sein.

5. Endlich sei noch betont, dass die Organisationshöhe der Species von Bedeutung ist. Die höheren Wirbeltiere eignen sich auch für die Transplantation weniger als niedere Tiere. Das lehren die bekannten Versuche Borns an Amphibien und Joests an Regenwürmern."

4. Kompensatorische Hypertrophie.

Simmonds beobachtete in einem Falle, dass beim Menschen im Anschluss an eine durch diffuse Erkrankung hervorgerufene Atrophie einer Nebenniere eine kompensatorische Hypertrophie der anderen sich gebildet hatte. Er verfolgte dann die Frage, wie vorher Stilling, experimentell (an Meerschweinchen und Kaninchen) und fand wie Stilling, dass an älteren Tieren ausgeführte Versuche erfolglos blieben, dass aber bei jungen Tieren, wenn sie den Eingriff genügend lange überlebten, ausnahmslos eine ausgesprochene vika-

riierende Hypertrophie wahrzunehmen war. Dieses Ergebnis ist von Interesse wegen der Parallele zur Regeneration und bestätigt die experimentellen Erfahrungen über kompensatorische Hypertrophie von Ribbert und seinen Schülern. (Siehe Bericht 1891, pag. 136.)

5. Bildung der Geschwülste.

„Seitdem Grawitz den Ursprung gewisser Geschwülste der Niere auf versprengte Nebennierenkeime zurückgeführt hat, ist auch von anderen Autoren eine Reihe derartiger Tumoren beobachtet worden“ (Weiss, pag. 94). Neuerdings werden von B. Weiss und Budag einige Tumoren dieser Herkunft beschrieben. Diese Beobachtungen haben theoretisches Interesse, weil sie die Ansicht von Cohnheim, Ribbert u. a. bestätigen, nach welcher Tumoren aus selbständig wachsenden Zellkomplexen entstehen, die von ihrem Mutterboden abgesprengt sind. (Siehe Bericht 1897, pag. 514.) Eine Stütze gewinnt diese Anschauung noch durch die „embryonalen Drüsengeschwülste“ (Birch-Hirschfeld), die besonders an der Niere beobachtet werden und für die Orth und nach ihm Hildebrand, Heinecke, neuerdings H. Merkel und viele andere Autoren „eine Entwickelung aus abnormer embryonaler Anlage als wahrscheinlich annehmen“ (Orth). Auch Ricker stellte zwei Typen der drüsenartig gebauten Nierengeschwülste auf, von denen der erste aus isolierten Nierenkeimen, der andere aus aberrierten Nebennierenkeimen entstehen.

Dagegen betont Lubarsch, dass für viele Geschwülste, nämlich die destruierenden Neubildungen, weder die Cohnheimsche, noch die Ribbertsche Hypothese eine ausreichende Erklärung liefern können. Das Hauptcharakteristikum dieser destruierenden Neoplasmen sieht Lubarsch gerade in der Emancipation von den normalen Wucherungsgesetzen, ja von allen Lebensgesetzen. „Wenn embryonale Keime nach langer Latenz in Wucherung geraten, so müssten sie, wenn sie sich nicht eben von den normalen Wucherungsgesetzen emancipiert hätten, zu einem typischen Organ auswachsen; ein verlagerter Nebennierenkeim müsste eine ganze Nebenniere, nicht aber ein nicht zur Ruhe kommendes, atypisches Gewebe bilden; postembryonal verlagerte Leberzellen könnten wohl mehrere Leberläppchen bilden, mehr aber nicht, denn sobald sie anfangen zu wuchern, bilden sich ja die spezifischen Nachbarschaftsbeziehungen wieder aus und so muss, wenn wir alles auf Grund der Rouxschen Entwickelungshypothesen erklären wollen, das verlagerte Gewebe nach relativ kurzem Wachstum einen typischen Abschluss erreichen.“ (Lubarsch, Zur Lehre von den Geschwülsten und Infektionskrankheiten, Wiesbaden, 1899, pag. 262—263.) Die weiteren Auseinandersetzungen und die Einteilung der

Geschwülste, die Lubarsch nach seinen Anschauungen liefert (pag. 265 ff.), bitte ich im Original einzusehen, da sie uns in das Spezialgebiet der Pathologie führen würden. Ich füge nur noch aus einer neuen Arbeit von Lubarsch seine Anschauungen über den Zusammenhang der Vorgänge bei der Regeneration, pathologischen Organisation und Entzündung an dieser Stelle ein:

1. „Die bei der Regeneration, pathologischen Organisation und der Entzündung sich abspielenden Vorgänge gehören innig zusammen, sind höchstens graduell, vor allem aber durch unsere Betrachtungsweise unterschieden. 2. a) Unter Regeneration verstehen wir den Ersatz zu Grunde gegangenen Materials durch physiologisch und morphologisch gleichwertige Substanz. b) Unter pathologischer Organisation verstehen wir die zur Fortschaffung und Abkapselung abgestorbenen oder fremden Materials, sowie zur Narbenbildung führenden Vorgänge. c) Als Entzündung bezeichnen wir die Kombination von Gewebsalterationen mit pathologischen Flüssigkeits- und Zellexsudationen und Zellwucherungen, sofern sie als selbständige Erkrankung in die Erscheinung treten“ (pag. 40).

Beiträge zur Lehre von der Entstehung von Knorpelgeschwülsten enthält die Arbeit von Otto Müller, deren Resultat er selber mitteilt:

„Wir sehen hieraus, dass sich zwar aus in der Entwickelung versprengten Knorpelkeimen sehr gut Knorpelgeschwülste des Knorpelsystems entwickeln können, und dass bis jetzt eine andere Matrix für diese Tumoren nicht erwiesen worden ist, was Koller in seiner unter Hanau gearbeiteten Dissertation zu beweisen versucht. Damit ist aber noch nicht festgestellt, dass der Vorgang der Versprengung für sich allein schon zur Tumorbildung führt. Eine derartige Annahme lehnt selbst Ribbert, welcher doch alle Tumoren von in der Entwickelung oder auch nach dieser pathologisch versprengten Gewebsteilen ableiten möchte, in seiner neuesten Publikation ab und hält jetzt auch seinerseits eine biologische Änderung des Zellcharakters, welche er jedoch stets erst als eine Folge der Verlagerung ansieht, für unentbehrlich. Er erklärt diese Änderung für eine Art Anpassung. Früher hatte er geglaubt, dass die Auslösung der Zellen aus ihrem normalen Verbande zur Erklärung der Geschwulstbildung ausreichend sei. Dass gewisse und zwar zahlreiche Tumoren aus in der Entwickelung verlagerten Gewebsteilen entstehen, halten auch wir für ausgemacht; desgleichen, dass manche Geschwulstformen häufiger aus dergestalt verlagertem als aus dem gleichartigen normalen Gewebe sich entwickeln. Dennoch sind wir und zwar speziell für das Carcinom und manche andere,

gutartige, epitheliale Tumoren nichts weniger als der Ansicht, dass dieselben verlagerten Gewebsteilen ihre Entstehung verdanken müssten.

Die Thatsachen scheinen uns vielmehr darauf hinzuweisen, dass die Meinung derjenigen richtig ist, welche annehmen, dass ein besonderer, uns bis heute noch unbekannter Faktor hinzukommen muss, um den bis dahin gleichsam relativ ruhenden Geweben die biologischen Eigenschaften der echten Geschwulst-Persistenz und progressives Wachstum, eventuell auch Bösartigkeit — zu verleihen. Dieser Faktor kann im allgemeinen aber sowohl verlagerte wie normal eingefügte Zellen und Gewebe treffen, während der Entwickelung und im ausgebildeten Körper."

Im Anschluss an dieses Kapitel aus der pathologischen Anatomie berichte ich über einige Beobachtungen pathologischer Neubildungen infolge verschiedener Einwirkungen.

Jores findet bei der Endarteriitis Bindegewebszellen, denen er eine besondere Fähigkeit für die Produktion elastischer Substanz zuzuschreiben geneigt ist. Er streift dabei die histogenetische Frage, ob die elastischen Fasern durch chemische Umwandlung des kollagenen Bindegewebes entstehen oder auf die Thätigkeit von Zellen zurückzuführen ist, ob also ihre Bildung intercellulär oder intracellulär geschieht. Er neigt zu der Annahme, dass bei der Endarteriitis die elastischen Fasern durch eine formative Thätigkeit des Protoplasmas der erwähnten Bindegewebszellen direkt fertig, also intracellulär, gebildet werden. Über die Bedeutung dieser Neubildungen sagt er: „In Gefässen, welche vom Blute durchströmt werden, erreichen die elastischen Lamellen dann ihre höchste Ausbildung und haben sicherlich auch eine funktionelle Bedeutung, sodass man die Endarteriitis wohl mit Recht als eine kompensatorische bezeichnen kann, nicht nur im Sinne Thomas, sondern auch mit Rücksicht auf die Neubildung eines für die Gefässwand funktionell wichtigen Gewebes." (pag. 474.)

Aus den Ergebnissen der Maederschen Untersuchung über die entzündliche Hyper- und Periostose der Rippen bei Pleuritis sei hier hervorgehoben, dass diese Hyperostose sich bei jugendlichen Individuen rascher auszubilden scheint, als bei älteren. Das Hauptprinzip, welches bei diesem Auf-, Ab- und Umbauprozesse hervortritt, ist, dass schliesslich der neugebildete Knochen ein integrierender Teil des alten wird, welcher alsdann nur verdickt und deformiert erscheint, aber wie ein normaler Knochen eine einheitliche Rinde und eine einheitliche Spongiosa besitzt. Den typischen Umbau der Neubildung, ihr Aufgehen in die Kontinuität des alten Knochens halten Maeder und Hanau für eine Folge einer Selbstgestaltung, stimmen aber der ihnen von Roux kund-

gegebenen Ansicht bei, dass für die Lokalisation der späteren Knochenneubildung die funktionellen Verhältnisse massgebend sind.

Nach vollkommener 2½stündiger Anämie der Niere bleiben in ihr nach Jattas Experimenten regenerationsfähige Epithelien zurück. Nach dreistündiger Anämie gelingt es dagegen nicht mehr in Mitose begriffene Epithelien zu finden. Die Regenerationsprozesse zeigen sich gleichzeitig und gleich stark sowohl in der Rinden- als in der Marksubstanz. 48 Stunden nach Wiederherstellung des Blutlaufs zeigen sich die Mitosen in mässiger Menge; nach drei Tagen sind sie beständig im Parenchym der Nieren sehr verbreitet (Referat von Barbacci, Centralbl. für allg. Path. u. s. w., 9. Bd., pag. 311).

Roloff hatte sich bei seinen Versuchen über die Einheilung von Fremdkörpern im Peritonealepithel der von Marchand und anderen benutzten Methode bedient, Seidenfäden in die Bauchhöhle von Versuchstieren zu bringen und hatte aus seinen Beobachtungen den Schluss gezogen, dass ein wesentlicher Teil der Zellen, welche das den Faden schliesslich umhüllende Bindegewebe liefern, von den endothelialen Elementen der Serosa abstamme, dass diese also zu „Fibroblasten“ bindegewebiger Natur werden könnten und dass der Epithelbelag, der nach vier Tagen über dem Faden vollkommen ausgebildet war, durch Differenzierung aus der obersten Fibroblastenschicht entstünde. Da dieser weittragende Schluss eine Metaplasie echter Epithelzellen in Bindegewebszellen und umgekehrt proklamiert, so unternahm Hinsberg unter Ribberts Leitung eine Nachprüfung dieser Experimente mit einer etwas modifizierten Methode durch Injektion einer Aufschwemmung von Lycopodiumsamen in Wasser (bei Meerschweinchen). Es ergaben die Versuche und mikroskopischen Studien der auf dem Peritoneum entstandenen gelblichen Knötchen, dass das Peritonealendothel nirgends eine genetische Beziehung zum Bindegewebe zeigte; Hinsberg konnte weder das Hervorgehen von Bindegewebe aus Endothel konstatieren, noch sah er das Bindegewebe sich in Endothel verwandeln. Es zeigte das Peritonealendothel ein Verhalten ganz analog den echten Epithelien, wie etwa das Cornealepithel bei der Heilung von Hornhautwunden nach Nussbaum und Peters, Somya u. a.

Hierzu ist zu bemerken, dass Marchand in zwei in der „Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften zu Marburg“ gehaltenen Vorträgen abweichende Resultate über das Verhalten der Peritonealepithelien bei ähnlichen Experimenten mitteilte (Hinsberg in Virchows Archiv, 152. Bd., pag. 416—417). Er kommt zu dem Schluss, dass die lokomobil gewordenen Endothelzellen durch amöboide Bewegungen in die

Nähe der Fremdkörper gelangen und hier Riesenzellen bilden, dass ferner nach Ablauf der Wucherungsvorgänge ein Teil der gewucherten Zellen sich wieder in Deckzellen, ein anderer dagegen in fibrilläres Gewebe umwandelt. — Die Ergebnisse der Forscher auf diesem Gebiete sind also sehr widersprechend.

Fuerst stellte im pathologisch-anatomischen Institut zu Zürich zahlreiche interessante Experimente an über die Veränderungen des Epithels durch Wärme- und Kälteeinwirkungen, die im wesentlichen die von Ribbert u. a. vertretene Ansicht prüfen sollten, ob eine reine unkomplizierte Hyperämie imstande sei, Proliferationserscheinungen hervorzurufen. Nach Ribberts Ansicht lässt die durch verstärkte Blutzufuhr bedingte Vergrösserung eines Organs die einzelnen Zellen voneinander abrücken; das bedeutet eine Verminderung der normalen Spannungsverhältnisse und dadurch eine Auslösung der schlummernden Wachstumsenergie. Die Ergebnisse seiner Versuche fasst Fuerst in folgende Sätze zusammen:

1. Kurz dauernde, öfters wiederholte Einwirkung leichter Wärme- und Kältereize erzeugt beim Menschen und Säugetier eine Verdickung der Epidermis bis auf das achtfache, bedingt vorwiegend durch enorme Grössenzunahme der einzelnen Zellen, in zweiter Reihe auch durch vermehrte Neubildung derselben.

2. Das Corium bleibt meist ganz unbeteiligt; die Veränderungen an den Gefässen beschränken sich auf eine Hyperämie; Exsudation fehlt.

3. In dem Epithel der äusseren Haut und der Schleimhäute, der Milch- und Talgdrüsen treten zahlreiche und grosse Riesenzellen auf.

4. Ihre Histogenese ist lediglich unicellular durch vielfache amitotische Kernteilung.

5. Die ersten Anfänge der Riesenzellen zeigen sich schon nach 4 bis 5 Stunden, nach 10—12 Stunden sind dieselben voll entwickelt.

6. Die Regeneration eines nach Einwirkung des thermischen Reizes gesetzten Traumas wird beim Meerschweinchen um mehr als das Dreifache beschleunigt.

7. Die Einwirkung hoher Temperaturen kann bis zu einer gewissen Grenze ohne Schaden successive gesteigert werden, weil die Gewebe sich anpassen und eine relative Immunität entsteht.

8. Leichte chemische Reizmittel (verdünntes Cantharidin etc.) rufen ähnliche Proliferationserscheinungen hervor, jedoch fehlt die Riesenzellenbildung.

9. Ätiologie der Proliferation: Die hypertrophischen und hyperplastischen Prozesse sind nicht sowohl bedingt durch die „formative“

Wirksamkeit des thermischen oder chemischen Reizes, als vielmehr durch primäre Gewebsläsionen und gehören in das Gebiet der excessiven Regeneration.

10. Ätiologie der Riesenzellen: Der leichte Kältereiz schädigt in erster Reihe das Protoplasma und lässt den Kern wesentlich intakt. Diese zunächst nur funktionelle Läsion des Protoplasmas wirkt auf den Kern „entspannend"; sie bedeutet somit für ihn einen Fortfall von Wachstumshindernissen und giebt ihm die Möglichkeit, seine unbegrenzte Proliferationsfähigkeit frei zu entwickeln.

11. Ätiologie der Amitose: Die direkte Kernteilung ist als eine vikariierende Funktion anzusehen, bedingt durch die bei der Schädigung des Zellkörpers bestehende Unmöglichkeit, den karyokinetischen Prozess einzuleiten.

12. Spezielles Resultat für die menschliche Pathologie: Die auch für den Menschen teils nachgewiesene, teils sehr wahrscheinlich gemachte Erhöhung der Regenerationsfähigkeit bedarf zwecks ihrer eventuellen Verwertbarkeit am Krankenbette einer Nachprüfung seitens der klinischen Chirurgie.

6. Differenzierung und Spezietät der Zellen.

Herlitzka hat die Differenzierung der Zellen bei der Entwickelung studiert und gefunden, dass in der Darmwand des Triton keine Differenzierung und keine Grenzen der Zellen nachzuwiesen sind, so lange der Nahrungsdotter in grosser Menge vorhanden ist. Die Differenzierung beginnt erst mit dem Schwinden des Nahrungsdotters und die Zellen sind gesondert, wenn sie nur noch wenig Dentoplasma enthalten. Grösse und Form der Zellen sind bei Embryonen, die sich aus einer isolierten ersten Blastomere entwickelt haben, in jedem Differenzierungsstadium genau die gleichen, wie bei normalen Embryonen.

Über die Frage der Spezietät der Zellen handelt O. Hertwig in dem II. Teil seines Werkes über Zelle und Gewebe, Kapitel XIV. Gemäss seiner Theorie der ursprünglichen morphologischen Gleichwertigkeit aller Abkömmlinge der Eizelle nach dem Prinzip der „erbgleichen" Teilung ist er Gegner der Lehre von der Eigenart der Zelle. Aus seinen Darlegungen teile ich hier folgende Sätze mit:

„Unter den Histologen herrscht ein weit verbreitetes Dogma, das man als „die Spezifizität der Zellen" bezeichnen kann. Obwohl ich meine entgegengesetzte Auffassung schon im sechsten und dreizehnten Kapitel dargelegt habe, sei im Hinblick auf die Wichtigkeit des Gegenstandes das Thema auch noch in anderer Weise für sich erörtert." (pag. 209.)

„Nach unserer Meinung liegt hier eine Lehre vor, welche fundamentale Vorgänge der organischen Entwickelung in einem ganz falschen Lichte erscheinen lässt und um so gefährlicher ist, weil sie gewöhnlich als etwas Selbstverständliches behandelt und unbesehen als eine Art von Dogma angesehen wird.

Wir stellen ihr die These gegenüber: Der Prozess der Arbeitsteilung und Differenzierung, wie er sich zwischen den Zellen eines Organismus vollzieht, beruht auf anderen Grundlagen als der Prozess der Speciesbildung im Tier- und Pflanzenreich und ist vielmehr in seinem Wesen dem analogen Vorgang in der menschlichen Gesellschaft zu vergleichen.

Wenn eine Zelle eine bestimmte Aufgabe innerhalb eines Organismus übernimmt, so verliert sie nicht deswegen die übrigen Eigenschaften, welche sie nebst übrigen Zellen von der Stammzelle des Organismus ererbt hat, ebensowenig wie ein Mensch, der als einseitig funktionierendes Werkzeug in den gesellschaftlichen Organismus eingegliedert ist, etwa dadurch der allgemeinen Eigenschaften „menschlicher Art" verlustig wird. Die Zelle kann zwar ihrer besonderen Funktion gemäss Strukturen bilden, wodurch sie äusserlich von den übrigen Zellen verschieden erscheint. Aber diese Verschiedenheit erstreckt sich nicht tiefer, als auf die mit der besonderen Funktion zusammenhängende besondere Struktur; sie lässt das sonstige Wesen der Zelle im grossen und ganzen unberührt, unberührt die Organisation des Idioplasmas, welches sie als Erbteil von der Stammzelle erhalten hat." (pag. 210.)

„Indem ich mit aller Entschiedenheit die Lehre von „der Spezifizität der Zellen" bestreite, trete ich nicht in Widerspruch zu den Erfahrungen, welche pathologische Anatomen und Histologen über die Vorgänge bei der Regeneration der Gewebe gesammelt haben. (Vergleiche hierzu auch meine Bemerkung in Zeit- und Streitfragen, Heft 3, pag. 142.)

„Um Missverständnissen gleich von vornherein vorzubeugen, sei dies mit allem Nachdruck hier noch hervorgehoben. Daraus, dass alle Zellen eines Organismus der Art nach gleich sind und Erbmasse enthalten, folgt noch lange nicht, dass nun auch an allen Orten und bei allen Tieren aus jeder Zelle alles mögliche werden müsse. Wenn daher jemand uns vorhalten wollte, dass noch niemand die Umwandlung einer Ganglienzelle in eine Muskelfaser oder einer Bindegewebszelle in eine Epithelzelle beobachtet hat etc., so ist dies kein Einwand, der unsere Theorie berührt, da sie dergleichen Behauptungen nicht aufstellt. Denn es hängt ja das, wozu eine Zelle wird, unter allen Umständen von verwickelten Bedingungen ab, welche nicht in jedem Moment und zu jeder Zeit im Handumdrehen herzustellen sind.

„Hier kommen in Betracht nicht allein die Lagebeziehungen der Zellen im Organismus und die verschiedenartigen Einwirkungen, welchen sie infolgedessen ausgesetzt sind, sondern auch die zahlreichen Zustände, welche eine Zelle in gesetzmässiger Folge im Entwickelungsprozess durchgemacht hat, und durch welche ihre Stellung im Organismus bestimmt und ihr das besondere Gepräge aufgedrückt worden ist.

„Es befindet sich jede Zelle auch unter Nachwirkungen vorausgegangener Zustände (vergleiche hierüber auch Kapitel XVI. 2). Hieraus erklärt es sich, dass, wie die von uns nicht angezweifelten Erfahrungen lehren, Defekte im Epithel nur wieder vom Epithel aus ersetzt werden, und dass im allgemeinen Bindegewebe nur Bindegewebe, Muskelgewebe nur Muskelgewebe, oder allgemeiner gesagt, jedes Gewebe nur das ihm gleiche für gewöhnlich wieder regeneriert. Unter allen Umständen ist dieser Weg der nächstliegende und einfachste."

„Was von uns bestritten wird, ist der Schluss, welchen viele Forscher aus solchen Erfahrungen ziehen, dass die Zellen der einzelnen Gewebe kraft ihrer ganzen Organisation überhaupt nicht mehr die Anlagen für andere Verrichtungen, als sie momentan ausüben, besässen, und sich daher überhaupt zu nichts anderem, als was sie schon sind, entwickeln können."

„Im Gegensatz hierzu behaupten wir, dass aus dem Nichteintreten einer Entwickelung man nicht ohne weiteres auf das Fehlen einer entwickelungsfähigen Substanz schliessen darf. Enthalten nicht die jungen Ei- und Samenzellen im Eierstock und Hoden eines neugeborenen Säugetieres Keimsubstanz? Trotzdem hat noch niemand aus den Keimen eines solchen Eierstockes vor der Zeit Organismen entstehen sehen. Wir sagen, sie sind unreif; das heisst nach unserer Theorie: die Bedingungen, unter denen sie sich zu entwickeln vermögen, sind noch nicht erfüllt. So müssen auch für ein Gewebe mancherlei Bedingungen erfüllt sein, ehe es sich in eine andere Form umwandeln kann."

„Wenn jemand vor zehn Jahren hätte behaupten wollen, dass die Epithelzellen des Irisrandes unter Umständen auch einmal zu Linsenfasern auswachsen könnten, er würde nirgends Glauben gefunden haben. Jetzt liegen die Thatsachen (siehe pag. 185) vor, welchen gegenüber jeder Zweifel verstummen muss (pag. 213—214)."

„So ist auch jetzt das Dogma von der Spezifizität der Zelle im Prinzip durch die Entdeckung der Linsenregeneration vom Irisepithel aus nachhaltig erschüttert worden, und es brauchen in Zukunft nur noch mehrere derartige Gewebsmetamorphosen auf experimentellem Wege, was wohl nicht ausbleiben wird, hervorgerufen zu werden, damit das Dogma auch von denjenigen verlassen wird, welche sich mehr von der Fülle der

Thatsachen als von allgemein logischen Erwägungen wollen leiten lassen (pag. 215)."

Dagegen vertritt L. Bard mit grosser Energie und Sachkenntnis die Lehre von der „Specificité cellulaire" in einer besonderen Schrift. Er bekämpft die Lehre O. Hertwigs von der ursprünglichen Artgleichheit der Zellen (indifference cellulaire) und den Eklekticismus von Yves Delage, nach welchem die „Wahrheit in der Mitte" liegen soll. „En réalité la verité ne peut pas être „entre les deux"; la spécificité ne peut pas avoir de degrés; elle résulte de cette donnée, que les conditions extérieures, qui commandent la possibilité du développement des cellules, n'exercent aucune influence sur le sens de ce développement, celui-ci étant uniquement commandé par la transmission héréditaire de potentialités différentes suivant les espèces, et déterminées d'avance par les qualités mêmes des générateurs. La doctrine de l'indifférence correspond au contraire à la notion de différenciation variable, provoquée par l'influence directrice des circonstances extérieures sur des potentialités équivalentes. Ces deux lois évolutives sont contradictoires et par conséquent inconciliables; chacune d'elles comporte, sur la structure des cellules et sur les propriétés intimes de la vie cellulaire, une conception qui lui est propre et dont chacune exclut sa rivale (pag. 23)."

Der Verf. behandelt dann eingehend und mit voller Beherrschung des Thatsachenmaterials die erbliche Festigkeit der Zelltypen der erwachsenen Organismen bei der physiologischen und pathologischen Regeneration, den Tumoren u. s. w. In einem andern Kapitel untersucht er die Entstehung der Zellarten im Laufe der Entwickelung und im letzten Kapitel die Beziehungen der Spezietät der Zellen zu den grossen Problemen der allgemeinen Biologie. Der Verf. bringt ein so grosses Beweismaterial, dass es unmöglich ist in diesem kurzen Bericht auf die Einzelheiten einzugehen. Ich verweise deshalb auf das Original.

IV. Zur Theorie der Regeneration.

Zusammenfassende Besprechung.

Die Versuche Raubers u. a. über die regenerationsähnlichen Erscheinungen an Krystallen überraschen immer wieder durch die elementare Hartnäckigkeit, mit der die strukturell bedingte Grundform trotz aller künstlichen Hindernisse wieder hergestellt wird: ein aus dem Alaunkrystall hergestellter Kegel wird zum Alaunkrystall „regeneriert" und ein in den Krystall eingegrabener Hohlkegel durch Krystallisation im

Innern ausgefüllt. Wer Phantasie genug hat, um in den Krystallen einen Übergang von den Anorganismen zu den Organismen zu erblicken, der mag auch in der „Regeneration" der Krystalle eine Vorstufe zu der Regeneration der Organismen sehen.

Aber nach dem jetzigen Stande unserer Einsicht liegt mehr als eine Ähnlichkeit zwischen beiden Erscheinungen nicht vor. Schon die regenerativen Vorgänge bei den Pflanzen zeigen die Mehrleistung des Organismus bei der Reaktion auf eine Verletzung: Wundheilung durch Vernarbung oder Korkbildung, unter Umständen aber Neubildung eines ganzen Sprosses aus einer dazu befähigten Zelle. Die Reaktion ist nicht schematisch, einfach appositionell wie bei den Krystallen, sondern dem Objekt und der Verletzung angepasst.

Dabei muss wieder betont werden, dass eine eigentliche Regeneration verloren gegangener Teile bei Pflanzen nur in sehr beschränktem Masse vorkommt (Bildung einer neuen Rinde aus der Cambiumschicht; s. Bericht 1895, pag. 342), entsprechend der Fähigkeit der Pflanzen einzelne Organe (Laubblätter, Äste) und Stammteile einfach abzuwerfen und durch Neubildungen zu ersetzen.

Als Wundheilung eigener Art lässt sich die Pfropfung ansehen, die bei den Pflanzen leicht auszuführen ist. Dass dabei Unterlage und Pfropfreis ihre Eigenart hartnäckig festhalten, lehren auch die Experimente dieses Jahres, obgleich die „gemischte" Pfropfung (Daniel) eine gegenseitige Beeinflussung leichter macht, als die gewöhnliche.

Alle Schwierigkeiten des Regenerationsproblems werden aber wieder durch die neu vorliegenden Arbeiten auf dem Gebiet der Regenerationserscheinungen im Tierreich aufgedeckt. Hier sind die Vorgänge zugleich so kompliziert und mannigfaltig, wie die Formen der Tierwelt selber.

Von den neuen Beobachtungen dieses Jahres und der jüngsten Zeit überhaupt sind viele von Weismann, O. Hertwig, Carnot, Strasser, Morgan u. a. theoretischen Betrachtungen über das Regenerationsproblem zu Grunde gelegt worden. Da die Mehrzahl dieser Schriften dem Jahre 1899 angehört, so mag ihre Besprechung dem nächsten Bericht eingefügt werden.

Ich hebe nun aus den mitgeteilten Ergebnissen der diesjährigen Experimente über Regeneration, Transplantation und verwandte Erscheinungen einzelne prinzipiell bedeutsame hervor. Wir werden sehen, dass sie neues Licht werfen auf die alten Streitfragen der Gleichwertigkeit oder Spezifikation der Furchungskugeln, der Teilbildungen oder unvollkommenen Ganzbildungen u. a.

Regenerationserscheinungen am befruchteten, ungefurchten Ei (der Ctenophoren) wurden von H. E. Ziegler beobachtet. Die Blastomeren desselben Eies im 4- und 8-Zellenstadium entwickeln sich nach H. E. Ziegler bei der normalen Furchung selbständig und unabhängig von einander. Die Experimente von A. Fischel an demselben Ei (Beroë ovata) ergaben das wichtige Resultat, dass die Blastomeren nicht gleichwertig, sondern spezifisch differenziert sind, sodass bestimmte Organe der Ctenophorenlarve ihrer Entstehung nach an bestimmte Blastomeren gebunden sind.

Fischel hat bei seinen Exxerimenten an diesem Ei auch den vielbesprochenen Versuch von Driesch wiederholt, bei welchem durch Druck die Blastomeren des sich entwickelnden Eies verlagert werden. Driesch hatte bekanntlich bei diesem Experiment am Echinidenei die Beobachtung gemacht, dass trotz der Verlagerung eine normale Larve entstand und daraus auf die Gleichwertigkeit aller Blastomeren geschlossen. Fischel beobachtete dagegen bei demselben Versuch am Ctenophorenei, dass die Blastomeren die ihnen aufgezwungene Lage behielten, sich ganz selbständig weiter teilten, bizarre Furchungsformen lieferten und sich durchweg als spezifiziert erwiesen. Wenn nun trotzdem auch eine solche Keimblase in den späteren Stadien das Bestreben zeigt, eine ihrer Gesamtform nach normale Larve herzustellen, so bildet das Resultat beider Versuche eine Bestätigung für den von Roux vertretenen Satz, dass verschiedene Entwickelungsformen zum gleichen Ziele führen können. Wenn Fischel meint, man könne aus diesem Resultat auch mit Driesch schliessen, dass der Furchungsmodus etwas für das zukünftig Entstehende Unwesentliches sei (pag. 585), so kann ich ihm nicht ohne weiteres beistimmen. Denn im Ctenophorenei müssen wir bei dieser atypischen Entwickelung sicherlich regeneratorische Vorgänge (Umordnung und Umdifferenzierung nach Roux) voraussetzen, und ob wir das nicht auch beim Echinidenei müssen, wissen wir jedenfalls nicht. Wenn also auch das Endprodukt schliesslich normal wird, so ist es für die Theorie keinesfalls gleichgültig, ob die Entwickelung typisch mit normaler Furchung oder atypisch mit regeneratorischen Vorgängen verläuft. Mit den Ergebnissen der Fischelschen Experimente kann W. Roux jedenfalls sehr zufrieden sein.

Wenn aus den Beobachtungen von E. H. Ziegler und Fischel folgt, dass die Entwickelung des Ctenophoreneies eine Mosaikarbeit[1])

---

[1]) Fischel lässt dahingestellt, ob diese Mosaikarbeit durch eine qualitativ erfolgende Teilung der Kernsubstanz erfolgt, wie Roux meint, oder in anderer unbekannter Weise. — Postgeneration hat Fischl bisher nicht beobachtet.

im Sinne von Roux ist, so lassen sich für diese Auffassung auch die Beobachtungen von Driesch an Echinidenlarven verwerten. Driesch fand bei Echinidenlarven, die aus einer der beiden ersten Blastomeren gezogen waren, die Hälfte der Mesenchymzellen, welche normale aus dem ganzen Ei entstandene Larven aufweisen; ein entsprechendes Resultat fand sich an den Chordazellen von Ascidienlarven, die aus einer der beiden ersten Blastomeren entstanden waren. Wir haben hier also Selbstdifferenzierung im Sinne einer Mosaikarbeit und Halbbildung für gewisse Entwickelungsformen.

Die Experimente Morgans an Plattwürmern (Planaria maculata) bestätigten die Erfahrungen von van Duyne u. a., dass das „Material des Körpers von fast gleicher plastischer Bedeutung ist, wie ein ungeteiltes oder sich furchendes Ei" (Morgan). Wenn sich bei einem Teilstück am vorderen Ende ein Kopf bilden kann und am hinteren ein zweiter, so ist das eine Heteromorphose im Sinne von Loeb, aus der zu schliessen ist, dass hier so wenig Polarität vorhanden ist wie bei Hydra (Wetzel).

Über die feineren Vorgänge bei der Regeneration der Würmer sind die Untersucher auch in diesem Jahre verschiedener Ansicht geblieben. So soll z. B. nach Hepke und A. Michel der neue Verdauungstraktus aus dem Entoderm stammen, während er nach v. Wagner, Rievel, Hescheler und Haase vom Ektoderm geliefert wird.

Die Hypothese von G. Tornier über eine Entwickelungskorrelation zwischen Centralnervensystem und Gesamtorganismus findet keine Stütze in den Versuchsergebnissen von J. Loeb und A. Schaper: Durchschneidung des Rückenmarks bei Amblystoma übte nicht den geringsten Einfluss auf die Entwickelung des Organismus (J. Loeb) und ebensowenig war die Entfernung des gesamten Gehirns bei Froschlarven von nachweisbarem Einfluss auf die Weiterentwickelung des Gesamtorganismus. Hier liegt also keine „korrelative" Entwickelung, sondern „Selbstdifferenzierung" (Roux) vor. Schaper erinnert daran, dass auch die Versuche Borns ein ähnliches Resultat hatten und dass nach den Erfahrungen der Pathologen bei menschlichen Embryonen die fehlerhafte oder fehlende Ausbildung des Gehirns ohne Einfluss auf die Gesamtentwickelung ist.

Durch die Experimente von G. Tornier an Reptilien und von Barfurth an Amphibienlarven ist bewiesen, dass die Cauda bifida und multifida nicht aus einer mehrfachen Anlage, sondern durch Regeneration nach Verletzung entsteht.

Da die Beobachtungen über Regenerationserscheinungen bei Vögeln so sehr dürftig sind, verdient die Angabe von Bordage über Schnabel-

regeneration bei Kampfhähnen und die von Barfurth über dieselbe Regeneration bei einem Papagei Beachtung. (S. diesen Bericht p. 210).

Beispiele physiologischer Gewebsregeneration liefern die Regeneration der Eischläuche bei der Bärin (Paladino) und der periodische Epithelwechsel im Mitteldarm von Käferlarven (Bizzozero Rengel, Möbusz).

Zur pathologischen (traumatischen) Regeneration ist zu bemerken, dass eine Regeneration von Nervenzellen im verletzten Gehirn bei Vögeln und Tauben auch im letzten Jahre nicht beobachtet werden konnte (Tschistowitsch).

Aus den Untersuchungen des letzten Jahres ersieht man deutlich, dass neben der Regeneration die Transplantation von den einfachsten Formen an möglich ist. Nach zur Strassen kommt die Riesenbildung bei Ascaris embryonea (L. Sala) immer durch Verschmelzung getrennt gewesener Einzeleier zustande, also durch eine Art von Transplantation, wie bei der Entstehung einer einzigen kugeligen Blastula durch Verschmelzung zweier oder mehrerer Eier (wahrscheinlich auf dem Blastulastadium) bei Seeigeln nach den Beobachtungen von Morgan. Die Transplantationserscheinungen von Born an Amphibienlarven haben Wetzel zu ähnlichen Versuchen an Hydra veranlasst und ihn zu der Überzeugung geführt, dass Hydra ein nichtpolarisiertes Tier ist. Borns Beobachtungen und Schlüsse wurden im wesentlichen durch die Versuche Harrisons bestätigt und ergaben, dass jedes Teilstück seine Eigenart behält. Auch die zahllosen Experimente über Transplantationen von Organen und Geweben bei Säugetieren beweisen die grosse Beharrlichkeit, mit welcher sie ihre Spezietät festhalten. Merkwürdig sind die zahlreichen Erfahrungen über die Lebenszähigkeit der zu transplantierenden Gewebe, die von Grawitz, Garrè, Ljunggren, Wentzscher, A. Henle u. a. festgestellt ist und die soweit geht, dass z. B. Hautläppchen noch nach 22tägiger trockener Aufbewahrung erfolgreich transplantiert werden konnten. Alle Transplantationen sind nach Ribbert nur dann erfolgreich, wenn die Ernährung der verlagerten Teile schnell gesichert ist und wenn sie im Bereich desselben Individuums oder doch derselben Species vorgenommen wurden.

Die Frage der Regeneration peripherer Nerven ist auch durch die neuesten Arbeiten keineswegs als entschieden anzusehen. Nur das eine darf nach der Wietingschen Untersuchung als von den meisten Forschern angenommen wohl konstatiert werden, dass der neue periphere Achsencylinder in direktem Zusammenhang mit dem

alten centralen Stumpf entsteht — ob durch Auswachsen des alten Stumpfes oder durch Fibrillenbildung aus dem anliegenden Protoplasma im Anschluss an die Fibrillen des alten Achsencylinders (Neumann, Wieting) muss noch dahingestellt bleiben. In letzterem Falle wäre dann wohl mit Wieting ein formativer vom Centralorgan ausgehender Reiz — „centraler Funktionsreiz" — vorauszusetzen. Die Verbindung der neugebildeten Achsencylinder mit den peripheren Stümpfen würde dann nach Forssmanns Experimenten durch einen chemotaktischen Richtungsreiz — „Neurotropismus" — herbeigeführt oder doch erleichtert werden. Die Schwierigkeiten, die bei den Regenerationsvorgängen der peripheren Nerven aufgeklärt werden müssen, sind ja nur ein Spiegelbild derjenigen, die die Entwickelung bietet, da auch hier einige Forscher die Achsencylinder als Fortsätze der Ganglienzellen direkt bis zu ihren Endorganen fortwachsen lassen (Koelliker, His, Sagemehl, Lenhossék), während nach anderen Autoren (Dohrn, Wijhe, Beard, O. Hertwig) die Achsencylinder an Ort und Stelle als Differenzierungsprodukte aus dem Protoplasma von Zellsträngen entstehen, die das Centralorgan (Rückenmark) mit dem Endapparat (Muskel) verbinden. (O. Hertwig, Entwickelungsgeschichte, 5. Aufl., pag. 434.) Dazu wäre es, wie Wieting mit Recht bemerkt, immer noch fraglich, ob die embryologisch festgestellten Thatsachen ohne weiteres für die Regeneration unter pathologischen Verhältnissen gültig sind, da eine junge Ganglienzelle Achsencylinder bilden kann, während eine alte Zelle dieser Art diese Fähigkeit mit der abnehmenden Regenerationsfähigkeit, die als sicher gelten muss, verloren haben kann. Wenn trotzdem eine Reparation und Wiederherstellung der Funktion eintritt, so ist das nur ein weiterer Beweis für die alte Erfahrung, dass die Natur ihre Ziele in sehr verschiedener, manchmal wunderbar erscheinenden Weise zu erreichen versteht.

Wenn v. Büngner u. a. die Zellen der Schwannschen Scheide, die bei der Nervenregeneration jedenfalls eine Rolle spielen, als „Neuroblasten" bezeichnet, so ist dieser Ausdruck, wie Wieting richtig bemerkt, nicht allzu günstig gewählt. Denn erstens ist derselbe von His schon für die jugendlichen Nervenzellen ektodermaler Herkunft im Rückenmark verwandt worden und zweitens ist die direkte Beteiligung derselben bei der Regeneration des Achsencylinders keineswegs bewiesen.

Dass eine kompensatorische Hypertrophie bei ganz jungen Organen möglich ist, bei ausgewachsenen nicht (Ribbert und seine Schüler, neuerdings Simmonds u. a.), erscheint als eine Parallele zur Regeneration von Organen bei Embryonen, die bei erwachsenen

Tieren die Regenerationsfähigkeit verloren haben (Extremitäten der Froschlarven, Barfurth).

Die Theorie der Geschwulstbildung aus versprengten Keimen (Cohnheim, Ribbert, Grawitz u. a.) hat in zahlreichen Beobachtungen neue Stützen gewonnen. Für die „destruierenden Neubildungen" liefert aber nach Lubarsch diese Theorie keine ausreichende Erklärung; ihr Zustandekommen erfordert wohl noch einen besonderen unbekannten Faktor (Lubarsch, O. Müller). „Die bei der Regeneration, pathologischen Organisation und der Entzündung sich abspielenden Vorgänge gehören innig zusammen, sind höchstens graduell, vor allem aber durch unsere Betrachtungsweise unterschieden" (Lubarsch).

Das wichtigste Problem der Gewebsregeneration bleibt immer die „Spezietät der Zellen"[1]. Sie ist einer der stärksten Beweise für die mit der Entwickelung fortschreitende Spezifikation der Elemente, erklärt sich also aus der Roux-Weismannschen Lehre der erbungleichen Kern- und Zellteilung von selber, während sie mit der Annahme einer erbgleichen Teilung und der ursprünglichen morphologischen Gleichwertigkeit der Elemente (O. Hertwig, Driesch) nur durch Zuhülfenahme von weiteren Hypothesen vereinbar ist. Gegen diese Lehre ist deshalb O. Hertwig im letzten Jahre energisch ins Feld gezogen, nachdem er in der Linsenregeneration vom Irisrande aus (Colucci, G. Wolff, E. Müller) eine Operationsbasis gefunden zu haben glaubte. Ich habe seine Anschauungen oben besonders ausführlich wiedergegeben, weil sie zu der von mir seit vielen Jahren vertretenen in Widerspruch stehen. O. Hertwig ist der Meinung, dass das „Dogma von der Spezifizität der Zellen" im Prinzip durch die Entdeckung der Linsenregeneration vom Irisepithel aus nachhaltig erschüttert worden ist, und dass in Zukunft nur noch mehrere derartige Gewebsmetamorphosen auf experimentellem Wege — was wohl nicht ausbleiben werde — hervorgerufen zu werden brauchen, damit das Dogma auch von denjenigen verlassen wird, welche sich mehr von der Fülle der Thatsachen, als von allgemeinen logischen Erwägungen wollen leiten lassen. Dabei will aber O. Hertwig keineswegs die Erfahrungen über isogene Regeneration der Gewebselemente bekämpfen. „Wenn jemand uns vorhalten wollte, dass noch niemand die Umwandlung einer Ganglienzelle in eine Muskelfaser oder einer Bindegewebszelle in eine Epithelzelle beobachtet hat u. s. w., so ist dies kein Einwand, der unsere Theorie berührt, da sie dergleichen Behauptungen nicht aufstellt." „Denn daraus,

[1] Im vorigen Bericht (1897, pag. 515) habe ich begründet, warum ich statt der falsch gebildeten und unschönen Wörter „Spezifizität" oder „Spezifität" das richtige und kürzere Wort „Spezietät" für den Begriff der Zelleneigenart anwende.

dass alle Zellen eines Organismus der Art nach gleich sind und Erbmasse enthalten, folgt noch lange nicht, dass nun auch an allen Orten und bei allen Tieren aus jeder Zelle alles mögliche werden müsse." „Hier kommen in Betracht die Lagebeziehungen der Zellen, die Nachwirkung vorausgegangener Zustände u. s. w. Was von uns bestritten wird ist der Schluss, welchen viele Forscher aus solchen Erfahrungen ziehen, dass die Zellen der einzelnen Gewebe kraft ihrer ganzen Organisation überhaupt nicht mehr die Anlagen für andere Verrichtungen, als sie momentan üben, besässen und sich daher überhaupt zu nichts anderem, als was sie schon sind, entwickeln können."

Diesen Ausführungen gegenüber erinnere ich an die in diesem Bericht mitgeteilten eingehenden Erörterungen von W. Roux über Spezifikation der Furchungszellen, über Mosaikarbeit und neuere Entwickelungstheorien, von L. Bard über die „Spécificité cellulaire", von Nussbaum über differenzierende und additionelle Zellteilung, von Hansemann über Spezifizität und Altruismus, von Born über Selbstdifferenzierung transplantierter Objekte, von Pfitzner über das Gesetz, „dass Differenzierungsprodukte eo ipso auch Spezifizität erlangen" (Pfitzner, das Epithel der Conjunctiva, pag. 417), die einschlägigen Arbeiten von Ribbert, Stöhr u. a. Ich selber habe vor Jahren (dieser Bericht 1893 pag. 184) meine Anschauung auf Grund der bekannten Thatsachen folgendermassen zusammengestellt:

1. Das normal befruchtete Ei ist ein spezifischer Organismus. Aus einem Hundei wird niemals eine Katze und aus einem Fischei kein Frosch.

2. Die Keimblätter des sich entwickelnden Eies verhalten sich spezifisch. Ektoderm bildet Ektoderm, nicht Entoderm, und umgekehrt.

3. Die Gewebe des entwickelten Organismus sind spezifiziert. Aus einer Muskelzelle wird immer eine Muskelfaser, niemals eine Nervenfaser, und die Nervenzelle bildet keine Muskelfaser.

Ich habe damals auch schon darauf hingewiesen, dass die Spezietät bei der Entwickelung sich nicht immer mit der Spezietät bei der Regeneration zu decken braucht: „die qualitative Sonderung, die Spezifikation, kann für die direkte Entwickelung längst vorhanden sein, während sie für die Regeneration noch fehlt; ist sie also für die Regeneration vorhanden, so dürfen wir sie nach unserer jetzigen Kenntnis auch für die direkte Entwickelung voraussetzen".

Diese Sätze sind durch die seitdem beobachteten Thatsachen nicht erschüttert, sondern bestätigt worden und haben zum Teil auf gegnerischer Seite, z. B. bei O. Hertwig, einen ganz ähnlichen Ausdruck gefunden.

Wenn O. Hertwig von einem „Dogma" der Spezietät der Zellen spricht, so wollen wir doch bedenken, dass diese Lehre die notwendige Schlussfolgerung aus zahllosen Einzelthatsachen ist. Und wenn wir auch die Linsenneubildung vom oberen Irisrande aus zur Zeit noch nicht genügend erklären können, so steht auch O. Hertwig mit seiner Hypothese vor einer grossen Schwierigkeit, wenn er eine ausreichende Erklärung geben soll. Die weiteren Thatsachen aber, die unsere Lehre von der Spezietät der Zellen umstossen sollen, müssen wir abwarten.

B. Involution.

I. Involution von Zellen.

Rohde ist der Ansicht, dass bei Wirbellosen zu gewissen Zeiten eine physiologische De- und Regeneration von Ganglienzellen vorkommt, während er die entsprechenden Erscheinungen bei den Spinalganglienzellen der Wirbeltiere vermisste (pag. 717).

Plate fasst seine Beobachtungen über regenerative Amitose in den Atemröhren der Janellen in folgender Weise zusammen. In diesen Atemröhren „findet ein intensiver Zellverbrauch statt, der vermutlich dadurch bedingt wird, dass die Atemzellen gleichzeitig der Respiration und der Sekretion dienen und durch Schleimabsonderung das Eintrocknen der zartwandigen Röhren verhüten. Die absterbenden Zellen werden grösstenteils nach aussen in den Sinus dorsalis abgestossen, wo sie teils durch Phagocytose zerstört, teils allmählich von den Körpersäften aufgelöst werden. Als Phagocyten fungieren Blutkörperchen und bindegewebige Wanderzellen (Plasmazellen). Einzelne der in Degeneration befindlichen Zellen teilen sich vor ihrer Ausstossung noch auf direktem Wege. Der Ersatz für die verbrauchten Zellen wird geliefert durch Zellteilungen, die vornehmlich an der Wurzel der Röhren stattfinden und bei denen der Kern sich ausschliesslich amitotisch teilt. Die Kerne der Atemzellen zeichnen sich durch besondere Grösse der Oberfläche aus. Bei Ancitella berghi besitzen sie unverzweigte lappige Fortsätze, bei Janella schauinslandi kommen hierzu Verästelungen und Durchlöcherungen der scheibenförmig entwickelten Kernmasse. Das Protoplasma der Atemzellen zerfällt in eine feinkörnige basale Zone, welche den Kern umschliesst, und in einen ver-

schieden breiten Terminalstreifen, der von dichtstehenden, parallelen Balken durchzogen und von einem klaren Zellsaft erfüllt wird."

Sellheim hatte bei seinen Untersuchungen u. a. den Ovidukt von Hühnern doppelt unterbunden und ein Stück aus seiner Kontinuität reseziert, sodass also die Spermatosomen über ein Jahr mit Sicherheit vom Eierstock abgeschlossen waren. Es fand sich bei der Sektion im untern Abschnitt des Eileiters ein Ei, dessen Keimscheibe bei der mikroskopischen Untersuchung durch Prof. Keibel keine Spur einer Furchung aufwies. Eine „parthenogenetische" Furchung war also so wenig eingetreten, wie bei den virginalen Eiern der von Barfurth zu Experimenten verwandten jungen Hühner.

Thomé hat in Lymphknoten eines Cynomolgus blutkörperchenhaltende Zellen gefunden, die er für vergrösserte Endothelien (oder Reticulumzellen?) hält. Solche Zellen fanden meine Schüler Grünberg und v. Braunschweig in so grosser Zahl bei entmilzten Hunden, dass die Lymphgefässe der Lymphknoten oft von ihnen vollgepfropft waren. Ob es sich hier um Endothelien oder Leukocyten handelt, ist schwer zu entscheiden; jedenfalls sind es „Phagocyten".

Dass „Phagocyten" verschiedenen Ursprungs sein können, wussten wir schon aus den Beobachtungen von Metschnikoff, S. Mayer u. a. und geht auch aus den Untersuchungen von de Bruyne hervor.

Die preisgekrönte Arbeit von de Bruyne über Phagocyten behandelt sehr eingehend die Rolle, welche die Phagocytose bei der Entwickelung der Wirbellosen (besonders Insekten und Mollusken) spielt. Für unsere Probleme der Involution und Regeneration sind aber ebenfalls manche Beobachtungen von Interesse. Die Rückbildung der Muskelfasern bei Insekten z. B. geschieht durch eine in den Fasern selber liegende Ursache, beginnt mit einer Zerstörung der Anordnung ihrer Teile (désagrégation), auf die eine Verdichtung und Fragmentierung folgt. Diese Trümmer, die de Bruyne mit S. Mayer, Barfurth u. a. Sarkolyten nennt, bilden einen organischen Detritus von veränderter chemischer Beschaffenheit. Sie sind ein beliebtes Angriffsobjekt für die Leukocyten, die sie in sich aufnehmen und wegschleppen. An Stelle des Muskels sieht man dann eine Anhäufung ungeformter Konglomerate zerfallender Muskelsubstanz, Leukocyten und Phagocyten, welche letzteren sich zu „Körnchenkugeln" umwandeln können (pag. 16). Diese Darstellung deckt sich in wesentlichen Punkten mit derjenigen, die von Metschnikoff, S. Mayer, Barfurth, Bataillon, Looss, Schaffer u. a. über entsprechende Vorgänge im Froschlarvenschwanz gegeben wurde.

Was nun die Phagocyten anbetrifft, so können dieselben verschiedenen Ursprungs sein. Die kernhaltigen Zerfallsprodukte der Muskelfasern, die Sarkolyten oder Myoklasten können organischen Detritus, Stückchen kontraktiler Substanz etc. in sich aufnehmen und so als „Phagocyten" auftreten. Den Vorgang bezeichnet de Bruyne als „autophagocytose musculaire". Es ist dann aber zu beachten, dass kernhaltige Muskelkörperchen (Sarkolyten) auch als „Myoblasten" („Sarkoblasten" nach Klebs, Barfurth u. a.) fungieren und neue Muskelfasern herstellen können. Darnach hätten wir in den „Myoklasten" und „Myoblasten" Analoga zu den „Osteoblasten" und „Osteoklasten" (pag. 45 ff.).

Sodann können auch „Leukocyten" zu „Phagocyten" werden, indem sie Muskelfragmente aktiv in sich aufnehmen. Diese können zu „Körnchenkugeln" (Weismann, van Rees, Kowalewsky) werden.

Auch junge Insekteneier können in gewissem Sinne als „Phagocyten" auftreten, da sie sich auf Kosten der Follikelepithelzellen und Nährzellen im Ovarium vergrössern (pag. 66).

Die Ergebnisse der de Bruyneschen Arbeit gebe ich, soweit sie hierher gehören, nach dem Original wieder:

I. La destruction des tissus larvaires débute chez les Insectes par voie physiologique: à la suite de la cessation fonctionelle, il se produit des modifications chimiques et morphologiques. Cette destruction trouve donc sa cause initiale dans les tissus eux-mêmes.

II. Il arrive qu'une partie de la cellule en destruction conserve pendant quelque temps encore des propriétés vitales se manifestant principalement par l'englobement des autres constituants qui, eux, ont dégénéré: tel est le cas pour le sarcoplasme dans quelques exemples de destruction musculaire (Myoclastes de Musca vomitoria, Bombyx mori, Phryganea, Forficula auricularia et Nepa cinerea) examinés par nous. Ceci est conforme au mode de phagocytose signalé dans les derniers travaux de Metchnikoff traitant de la résorption de la queue des têtards. Nous croyons pouvoir employer ici le terme d'autophagocytose musculaire pour ce genre d'englobement de résidus par des cellules appartenant au même tissu. Ce phénomène est assez répandu dans la métamorphose des Insectes et peut suffire parfois à lui tout seul (abstraction faite de l'influence dissolvante du sang sur les éléments histologiques nécrosés) à réaliser la phase de la destruction musculaire.

III. L'autophagocytose musculaire n'est, somme toute, qu'une phase de la destruction anatomique après cessation du fonctionnement physiologique. Elle constitue un mode lent de dissolution histologique, et on

peut la mettre en parallèle avec l'histolyse d'autres tissus qui débute et s'achève sans l'intervention de cellules migratrices.

IV. L'enlèvement et le transport des résidus tissulaires de la larve se font parfois par les cellules migratrices; il s'agit ici de phagocytose, telle qu'on l'entend en général. Mais il faut la considérer comme constituant un phénomène acquis, c'est-à-dire comme un progrès évolutif. Elle n'est pas, dans tous les cas, la cause déterminante de la destruction des tissus, car les leucocytes ne pénètrent dans ceux-ci qu'après que le phénomène a commencé. Ils ne jouent donc qu'une rôle secondaire dans la résorption des tissus larvaires.

V. Il résulte de la conclusion précédente que l'autophagocytose musculaire (phase de l'histolyse) doit être considérée comme primitive, la phagocytose vraie n'étant qu'acquise.

IX. Dans tout tissu bien vivant et fonctionnant, il y a physiologiquement destruction et régénération simultanées de cellules: les unes, épuisées par fonctionnement, dégénèrent, tandis que d'autres continuent leur existence ou se multiplient. L'élément nécrosé se dissout sur place et se résorbe lentement; la phagocytose intervient parfois pour accentuer le phénomène (Heidenhain, Stöhr, Zawarykin, De Bruyne etc.). Celui-ci a acquis un développement considérable chez certains Insectes à métamorphoses incomplètes (autophagocytose) et plus encore chez les Hétéromorphes (phagocytose mixte), c'est-à-dire que chez ces animaux, les métamorphoses trouvent leur cause et leur explication dans un phénomène très repandu, mais qui a acquis ici une importance extraordinaire.

XI. Chez certains Insectes (Bombyx) il y a réédification musculaire aux dépens de résidus nucléés. Des myoblastes, sarcolytes nucléés, peuvent proliférer et produire de la substance musculaire nouvelle [(Vertébrés — Schaffer 59)]. Ainsi que l'ont décrit Kowalewsky et van Rees pour le cas de Musca vomitoria, les globes granuleux (Körnchenkugeln) n'interviennent jamais d'une façon active dans la génération du tissu contractile, contrairement à l'opinion de Weismann et Viallannes.

Conclusions Générales.

Najades.

I. Toutes les cellules épithéliales des follicules ovariques contribuent, à des degrés différents, à l'édification des ovules et sont jusqu'à un certain point des cellules génitales: certaines d'entre elles deviendront des ovules, tandis que les autres leur fourniront par sécrétion les éléments nutritifs. Dès le début de sa genèse, la cellule-oeuf vit en parasite aux dépens des autres constituans des follicules.

II. L'exode de leucocytes et de phagocytes qui se produit normalement chez l'Anodonte à la surface des muqueuses (voir notre travail de 1895), s'exagère dans les logettes incubatrices depuis le moment de l'entrée des ovules fécondés ou non.

III. L'augmentation du nombre de leucocytes est l'expression de la réaction de l'organisme mère contre l'embryon parasite.

IV. La lutte entamée contre l'embryon parasite par les leucocytes maternels donne lieu à une sélection: seuls les embryons vigoureux sont conservés.

V. Cette lutte contre l'embryon dans les branchies maternelles (avec destruction ou enkystement) constitue une adaptation fonctionelle du phagocytisme, en ce sens que, chargées primitivement de l'épuration de l'organisme mère, les cellules sanguines concourent encore à ce but en débarassant les chambrettes des jeunes avortés ou affaiblis qui par lour accumulation pourraient, à un moment donné, amener des causes de troubles physiologiques. Si, au contraire, la lutte se termine à l'avantage de l'embryon, ils servent à son entretien, ce qui constitue une autre phase d'adaptation.

VI. Il y a deux phases dans la nutrition par la phagocytose de l'embryon: 1° Phase active (ou directe): les cellules embryonnaires dévorent les phagocytes et leucocytes arrivés par diapédèse jusqu'à la surface de l'epithélium.

2° Phase passive (ou indirecte): histolyse des phagocytes et des leucocytes, et nutrition par diffussion (le tube digestif n'existe pas encore).

VII. La nutrition par phagocytose directe continue durant tout le séjour de l'embryon dans les branchies de la mère.

Cyclas Cornea.

XII. L'embryon se nourrit du produit de la sécrétion de l'épithélium de la chambrette incubatrice et (adaptation fonctionelle de la phagocytose) des leucocytes et phagocytes maternels y arrivés par diapédèse. (Pour le motif signalé plus haut, les détails nous manquent concernant la phase active de la phagocytose.)

Tritonium Nodiferum.

XIV. Les cellules des trois feuillets blastodermiques se nourissent activement de granules vitellins par phacocytose.

II. Involution von Organen und Körperteilen.

Die Umbildungen, welche die Derivate der Kiemenbögen bei den Wirbeltieren liefern, wurden früher zusammenfassend besprochend. Bei Amphibien fand Göppert, dass das gesamte primäre Laryngo-Trachealskelett, d. h. das Arytänoid, Cricoid und die Tracheal- bez. Bronchialringe vom siebenten Visceral- (fünften Kiemen-) Bogen abstammen und dass die Kehlkopfmuskeln der Muskulatur desselben Bogens ihren Ursprung verdanken (pag. 326). Maurer untersuchte neuerdings die Derivate der Schlundspalten bei der Eidechse (Schilddrüse, Thymus, Epithelkörperchen, Karotidendrüse, Supraperikardialkörper) und Kallius wies durch Rekonstruktion der Kehlkopfs- und Lungenanlage eines ca. 25 Tage alten menschlichen Embryo nach, dass beim Menschen wie beim Rinde kaudal von den vierten Kiementaschen die beiden Arytänoidwülste (5. rudimentäre Kiemenbögen) liegen und dass bei einem Embryo von 36—37 Tagen in dem Chondroblastem des Ringknorpels rechts und links je ein Knorpelkern auftritt, also eine paarige Anlage vorhanden ist.

Leboucq, Joachimsthal und Pfitzner brachten Mitteilungen über Brachyphalangie und Hyperphalangie. Die Brachyphalangie ist typisch nur bei den Mittelphalangen vorhanden und am Fusse ausgesprochen eine Begleiterscheinung des Überganges zur Zweigliederigkeit, die sich unter der Form einer Assimilation der Mittelphalanx durch die Endphalanx vollzieht. (Pfitzner.) Brachyphalangie der Mittelphalangen der Hand war in Fällen, die von Leboucq (1896) und von Joachimsthal (1898) beobachtet sind, begleitet von einer Hyperphalangie und zwar jener Form, die Pfitzner (1896) als regressive Hyperphalangie bezeichnet hat. „Dieselbe stellt, kurz gesagt, eine Analogie zur Afterklauenbildung bei den Säugetieren dar, einen Zerfall eines Skelettstückes in ein proximales und ein distales Stück als Einleitung zur gänzlichen Ausmerzung des betreffenden Strahles." (Pfitzner, Verh. d. anat. Ges. in Kiel, 1898, pag. 20.) Beim Menschen freilich weist nichts darauf hin, dass Zeige- und Mittelfinger einmal verschwinden sollten. Es handelt sich also hier wohl nur um ein „planloses Vorgehen" der Natur, um ein isoliertes Auftreten von Degenerationserscheinungen am Individuum ohne Verbindlichkeit für die Species. Wahre Hyperphalangie dagegen haben wir, wenn überzählige Phalangen wieder auftreten oder neu auftreten. Da letzteres nach allen vorliegenden Beobachtungen unwahrscheinlich ist, jede Weiterbildung des Skeletts im Gegenteil höchstens zur Verminde-

rung der Einzelteile führt, so ist das Auftreten eines echten und vollwertigen Skelettstückes als Palingenese eines atavistischen Gebildes aufzufassen. Solches gilt von den beobachteten dreigliederigen Daumen oder Grosszehen und von einer viergliederigen dritten Zehe des Fusses eines erwachsenen Menschen, an der zwischen Mittel- und Endphalanx eine rudimentäre Phalanx eingeschaltet war. (Von Pfitzner demonstriert.)

In dem von Pfitzner beschriebenen Fall von Verdoppelung des Zeigefingers handelte es sich um Syndaktylie des Daumens mit dem halben Zeigefinger. Der Daumen war dreigliederig. (Kurzer Bericht im Anat. Anz. Litteraturbericht 1898, pag. 96.)

Nach Pfitzner ist die Zweigliedrigkeit des Daumens und der grossen Zehe so zustande gekommen, dass Mittel- und Endphalanx verschmolzen und dadurch eine typische, aber vergrösserte Endphalanx herstellten. In zwei Fällen von dreigliedrigem Daumen bei einem Geschwisterpaar, in dessen Familie Vererbung dieser Deformität vorliegt, sieht Salzer eine Stütze der Pfitznerschen Ansicht.

Argutinsky untersuchte die Gestalt und Entstehung des Ventriculus terminalis und das Filum terminale des Rückenmarks bei Neugeborenen und gelangte zu dem Ergebnis, dass die Höhle des Ventriculus terminalis durch eine am Ende des Conus medullaris und im Anfange des Filum terminale in bestimmter Ausdehnung stattfindende nachträgliche bedeutende Wucherung der dorsalen Wand und der seitlichen Wände des Centralkanals entstanden ist und dass deshalb der Vorgang als eine spät vor sich gehende echte Ventrikelbildung, analog der Ventrikelbildung am Kopfende des Medullarrohres zu betrachten ist.

Accessorische Augenblasen beschreibt William A. Locy von Embryonen des Hühnchens und der Selachier als Vorläufer der Gehirnblasen. Sie sind phylogenetisch älter als die Gehirnblasen und demnach als rudimentäre Organe der Stammesgeschichte aufzufassen.

Mehnert fand bei seinen Untersuchungen der menschlichen Speiseröhre ausser den bekannten klinisch wichtigen Engen noch eine grössere Zahl weniger hervortretender ringförmiger Einschnürungen und führt die ganze Erscheinung auf eine segmentäre Natur der Speiseröhre zurück. Die Engen sind nicht abhängig vom Gefässeintritt, aber beide Bildungen gehören demselben morphologischen Gebiet der Segmentierung an. Ferner entspricht die Zahl der Wirbel (12) der Maximalzahl der Spindelabschnitte an der Speiseröhre, die Mehnert „Enteromere" nennt, und die Zahl der Engen der Speiseröhre (13) entspricht der Zahl der Zwischenwirbelscheiben. — Die

Aorta thoracica liegt beim Embryo und Neugeborenen prävertebral, da sie durch die in der Medianlinie erfolgende Verschmelzung der beiden primitiven Aorten entsteht („infantiler“ Lagetypus nach Mehnert); beim Erwachsenen liegt die Aorta paravertebral (viriler Lagetypus nach Mehnert). Eine zuweilen vorkommende prävertebrale Lage der Aorta beim Ausgewachsenen ist deshalb nach Mehnert als eine Art Hemmungsbildung infolge mangelhafter Entwickelung des Aortensystems aufzufassen. Die verschiedene Lage der Aorta bedingt die Variationen der „Aortenenge“ der Speiseröhre.

Schwalbes Untersuchungen über die vermeintlichen offenen Mammartaschen bei Huftieren führten ihn zu dem Ergebniss, dass die Beweise, die Klaatsch für seine Deutung der Leistengruben als Mammartaschen bei Antilopen und Schafen anführt, nicht stichhaltig sind. Schwalbe fand, dass der Entwickelungsgang der Inguinalgruben total verschieden ist von dem eines Mammarorgans; „es können also die Leistengruben des Schafes ebensowenig, wie die der Antilopen als Mammartaschen gedeutet werden“ (pag. 359).

Auf merkwürdige Korrelationen weisen die Veränderungen hin, die bei Alters-Involution der Geschlechtsorgane öfters beobachtet werden. Janson berichtet wieder über eine scheinbare Umwandlung eines alten Huhnes in einen Hahn, insofern als äusserlich und in Bezug auf Stimme Ähnlichkeit mit einem Hahn vorlag. Dass die sekundären Geschlechtscharaktere des Huhns durch Resektion des Ovariums eine Alteration erfahren sollen, wurde durch die Experimente von Sellheim nicht bestätigt. Dagegen beeinflusst die Kastration beim jugendlichen Hahn nicht nur seine sekundären Geschlechtscharaktere, sondern scheint auch in den Stoffwechsel und die Entwickelung seiner inneren Organe und seines Knochengerüsts einzugreifen (Sellheim, pag. 243).

Es mehren sich die Angaben, dass bei Amphibien häufiger hermaphroditische Bildungen der Keimdrüsen vorkommen, die mit Rückbildungen des eines Geschlechtsproduktes verbunden sind. So kennen wir durch Bidder den Hodeneierstock der Kröte, durch von la Valette St. George eine gelegentliche Zwitterbildung bei Triton, bei Rana fusca fanden Pflüger, Born u. a. öfter Graafsche Follikel, bei Pelobates fuscus beobachtete Spengel Zwitterbildung u. s. w. So beschreibt Friedmann bei einem ausgewachsenen Männchen von Rana viridis in beiden Hoden grosse Zellgebilde, die eine vollständige Identität mit den Eiern der selbenSpecies besassen. Solche Eier fand er 15 und ausserdem 3 bedeutend kleinere degenerierte Eier.

III. Involution der Gewebe.

Die Zwischensubstanz des Hodens, die von vielen Autoren für ein der Involution unterliegendes Gewebe gehalten wird, hat auch im letzten Jahre wieder Bearbeitungen erfahren. Beissner bezweifelt die absolute Notwendigkeit des Fettes der Zwischensubstanz für das Zustandekommen der Spermatogenese, da die Zwischensubstanz an manchen Stellen fehlt oder nur wenig vorhanden ist, wo sich dennoch im Innern der Tubuli reifende Spermatosomen in grosser Menge befinden. Er ist sodann, was den Modus einer etwaigen Fettaufnahme betrifft, der Ansicht, dass sie auf ähnliche Weise zu erklären wäre, wie die Fettaufnahme im Darmkanal, da er präformierte Kanälchen in der Wandung der Tubuli, die zum Durchtritt des Fettes dienen könnten, nicht gefunden hat.

Zu abweichenden Resultaten gelangte Friedmann, der seine hauptsächlichsten Befunde in folgender Weise zusammenfasst.

1. Die interstitiellen Zellen des Hodens sind unzweifelhaft bindegewebiger Abkunft.

2. Die interstitielle Hodensubstanz zeigt hinsichtlich ihrer Entfaltung bei allen Tieren eine grosse Veränderlichkeit, je nachdem sie physiologisch notwendig ist oder nicht.

3. Es bestehen die engsten korrelativen Beziehungen zwischen dem Grade der Entfaltung der Zwischensubstanz und dem Stadium der Hodentubuli.

4. Bei den Raniden ist ein interstitielles Gewebe während des Winters überhaupt nicht vorhanden, es regeneriert sich aber im Sommer immer wieder.

5. Es besteht die engste Zusammengehörigkeit zwischen den Hodentubuli und den Komplexen interstitiellen Gewebes.

6. Typische interstitielle Zellen besitzen nur die Säugetiere, Vögel, Reptilien und Anuren.

7. Die niederen Wirbeltiere mit meist follikulärem Hoden (Urodelen, Cyclostomen, Fische) und die Wirbellosen besitzen statt des interstitiellen Gewebes meist ein indifferentes Bindegewebe, das aber bisweilen, z. B. bei Paludina, physiologisch dem interstitiellen Gewebe gleichwertig sein kann.

8. Eine wichtige Funktion der interstitiellen Zellen besteht darin, fettartige Nährstoffe aufzuspeichern, die von hier aus zum Teil in geformtem, zum Teil in gelöstem Zustande meist schnell in die Tubuli gelangen.

9. Der Sitz des ersten mikroskopisch nachweisbaren Hodenfettes ist nicht interstitiell, sondern intratubulär; erst wenn der erste Vorrat auf-

gebraucht und neuer Bedarf vorhanden ist, erscheint der erste Zuschuss aus dem interstitiellen Gewebe.

10. Völlig reife Spermatozoen bedürfen einer Ernährung durch Osmiumsäure reduzierende Substanzen nicht mehr.

Maurer fand in der Cutis und sogar in der Epidermis anurer Amphibien zur Zeit der Metamorphose einen stark entwickelten Gefässplexus. Er ist der Ansicht, dass es sich hier um eine vikariierende Einrichtung handelt, die zur Zeit der Metamorphose eintritt, wenn die Kiemen der Rückbildung unterliegen und die Lungenatmung erschwert ist. Es läge also hier eine Art Rückschlag auf die Hautatmung vor, die bei Urodelen, bei Pleurodeles waltli und Menopoma nach den Mitteilungen von Leydig, bei Ichthyophis glutinosa nach P. und F. Sarasin anzunehmen ist und auch bei anderen Tieren vorkommt. Leydig ruft bei einer Besprechung der Litteratur seine früheren Mitteilungen über „vaskularisiertes Epithel“ ins Gedächtnis zurück. Maurers Angaben wurden von Joseph bezweifelt, von Bethge für Salamandra und Triton taeniatus bestätigt.

Eine merkwürdige Involution und Einschmelzung ganzer Eier und embryonaler Organismen finden wir bei Salamandra atra. Es ist schon lange (1819) durch v. Schreibers bekannt gewesen, dass Salamandra atra abweichend von anderen Species nur zwei Junge, und zwar in jeder Uterinanschwellung eins, zur Entwickelung bringt, und Czermak beobachtete, dass von den vielen, ursprünglich im Uterus vorhandenen Eiern nur zwei übrig bleiben und zur Entwickelung kommen, während die andern zerfallen und den beiden Embryonen zur Ernährung dienen. Nachdem dann viele andere Forscher, z. B. v. Siebold, Leydig, Paratre, Rusconi, Benecke u. a. sich mit dieser merkwürdigen Erscheinung beschäftigt hatten, stellte neuerdings G. Schwalbe die bisher bekannten Beobachtungen zusammen und brachte eigene Untersuchungen. Diese ergaben, dass „alle in den Ovidukt gelangenden Eier der Salamandra atra befruchtet werden und zwar im kranialen Ende des Ovidukts, dass aber alle bis auf eines früher oder später in der Entwickelung zurückbleiben, um entweder frühzeitig zu zerfallen oder es noch zur Bildung kleiner Neben-Embryonen zu bringen“ (pag. 381). Auch haben Salamandra atra und Maculosa prinzipiell den gleichen Entwickelungsgang: etwa dieselbe Zahl von Eiern tritt rasch hinter einander in den Uterus ein. Die Unterschiede liegen nur darin, dass bei Salamandra atra schliesslich alle Eier auf früheren oder späteren Stufen der Entwickelung zu Grunde gehen zu Gunsten eines einzigen, bei Sal. maculosa dagegen nur eine relativ kleine Zahl (nach Schwalbe höchstens fünf) in verschiedenen

Zeiten der Entwickelung abstirbt. Die auffallende Verschiedenheit bei beiden Species wird von Leydig so erklärt, dass Sal. maculosa in wasserreicheren Gegenden lebt, wo er seine Jungen absetzen kann, Sal. atra dagegen in wasserarmen hohen Alpengegenden und so durch Anpassung dahin kam, die Embryonen im Mutterleibe sich vollkommen entwickeln zu lassen, sodass das bei der Geburt schon kiemenlose Tier sogleich Landtier ist.

Dass die absterbenden Neben-Embryonen bei ihrem Zerfall zur Ernährung des Hauptembryo mit verwendet werden können, will Schwalbe nicht bestreiten, fand aber immer die Eier und Neben-Embryonen nicht in Auflösung, sondern scharf individuell abgegrenzt. Er glaubt also, dass sie bei der Geburt des Hauptembryo ebenfalls nach aussen befördert werden. Dagegen bilden andere frühzeitig abgestorbene Eier durch Zerfliessen einen Dotterbrei, der in einer gewissen Periode dem Hauptembryo zur Nahrung dient.

II. TEIL.

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

I.

Resultate und Probleme der Entwickelungsphysiologie der Tiere.

Von

Hans Driesch, Neapel.

Litteratur.

Die Litteratur wurde im allgemeinen bis Ende 1898 berücksichtigt; abweichend von dieser Regel wurden jedoch in Betracht gezogen: Anat. Anz. bis Bd. XV Ende; Arch. Entw. Mech. bis Bd. IX, Heft 1; Anat. Hefte bis Bd. XI Ende; Biol. Centralbl. bis Bd. XIX, Nr. 8.

Baer, C. E. v., 1. Über Entwickelungsgeschichte der Thiere. Königsberg 1828—1837.
2. Reden und kleinere Aufsätze. II. Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaft. 2. Aufl. Braunschweig 1886.

Balbiani, E. G., Nouvelles recherches expérimentales sur la mérotomie des infusoires ciliés. Arch. microgr. 4. pag. 369 u. 449 u. 5. pag. 1, 49 u. 113. 1891—1893.

Barfurth, D., 1. Versuche zur funktionellen Anpassung. Arch. f. mikr. Anat. 37. 1891. pag. 392.
2. Zur Regeneration der Gewebe. Ebenda. pag. 406.
3. Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. Anat. Hefte. 3. 1893. pag. 309.
4. Über organbildende Keimbezirke und künstliche Missbildungen des Amphibieneies. Ebenda. pag. 355.
5. Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmassenteile bei den Amphibien. Arch. f. Entwickelungsmech. 1. 1894. pag. 91.
6. Die experimentelle Herstellung der Cauda bifida bei den Amphibienlarven. Ebenda. 9. 1899. pag. 1.

Bataillon, E., Nouvelles recherches sur les mécanismes de l'évolution. Les premiers stades du dévelopment chez les Poissons et les Amphibiens. Arch. Zool. Exp. 5. 1897. pag. 281.

Bateson, W., Materials for the study of Variation. London 1894.

Bergh, R. S., 1. Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden 1895.
2. Über die relativen Teilungspotenzen einiger Embryonalzellen. Arch. f. Entwickelungsmech. 2. 1896. pag. 281.

Berthold, G., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

Bickford, Elisabeth E., Notes on Regeneration and Heteromorphosis of Tubularian Hydroids. Journ. Morph. 9. 1894. pag. 417.

Blanc, L., 1. Note sur l'influence de la lumière sur l'orientation de l'embryon dans l'oeuf de poule. C. rend. soc. biol. 4. 1892. pag. 774.

2. Notes sur les effets tératogéniques de la lumière blanche sur l'oeuf de poule. Ebenda. pag. 969.

Bonnet, K., Abhandlungen aus der Insektologie, übersetzt von Goeze. Halle 1773.

Born, G., 1. Biologische Untersuchungen. I. Über den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikr. Anat. 24. 1885. pag. 475.

2. Über Druckversuche an Froscheiern. Anat. Anz. 8. 1893. pag. 609.

3. Neue Kompressionsversuche an Froscheiern. Jahresber. Schles. Gesellsch. f. vaterl. Kultur. 1894. pag. 47.

4. Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entw.-Mech. 4. 1897. pag. 349.

Brandes, G., Über den vermeintlichen Einfluss veränderter Ernährung auf die Struktur des Vogelmagens. Biol. Centralbl. 16. 1896. pag. 825.

Bütschli, O., 1. Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.

2. Untersuchungen über Strukturen. Leipzig 1898.

Busch, Untersuchungen über die Frage, ob das Licht zu den unmittelbaren Lebensbedingungen der Pflanzen oder einzelner Pflanzenorgane gehört. Sitzungsber. Deutsche Bot. Ges. Gen.-Vers. 1889. pag. 25.

Boveri, Th., 1. Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München. 5. 1889. pag. 73.

2. Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala. Ebenda. 8. 1893. pag. 114.

3. Über die Befruchtungs- und Entwickelungsfähigkeit kernloser Seeigeleier. Arch. f. Entwickelungsmech. 2. 1895. pag. 394.

4. Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitzungsber. phys.-med. Ges. Würzburg 1896. pag. 133.

Byrnes, Esther F., 1. Experimental Studies on the development of limb-muscles in Amphibia. Journ. Morph. 14. 1898. pag. 105.

2. On the regeneration of limbs in frogs after the extirpation of limb-rudiments. Anat. Anz 15. 1898. pag. 104.

Castle, W. E., The early embryology of Ciona intestinalis. Bull. Mus. Harvard Coll. 27. 1896. pag. 203.

Chabry, L., 1. Contribution à l'embryologie normale et tératologique des ascidies simples. Journ. an. et phys. 23. 1887. pag. 167.

2. Production expérimentale de la segmentation cellulaire bornée au noyau. C. rend. Soc. Biol. 5. 1888. pag. 589.

Child, C. M., A preliminary account of the cleavage of Arenicola cristata, with remarks on the mosaic theory. Zool. Bull. 1. 1897. pag. 71.

Chun, C., Die Dissogonie. Festschr. Leuckart. 1892. pag. 77.

Conklin, E. G., 1. Embryology of Crepidula. Journ. Morph. 13. 1897. pag. 1.

2. Cleavage and Differentiation. Biol. Lect. Woods Holl. in 1896, 1897. 1898. pag. 17.

Crampton, H. E., 1. Experimental Studies on Gasteropod Development. Arch. f. Entw.-Mech. 3. 1896. pag. 1.

2. The Ascidian Half-Embryo. New York Acad. of Scienc. 10. 1897. pag. 50.

Dalyell, J. G., 1. Observations on some interesting phenomena in animal physiology, exhibited by several species of Planariae. Edinburgh 1814.
2. Rare and remarkable animals of Scotland. London 1847/48.

Dareste, C., 1. Recherches sur la production artificielle des monstruosités, ou essai de tératogénie expérimentale. Paris 1891.
2. Note sur l'évolution de l'embryon de la Poule soumis, pendant l'incubation, à un mouvement de rotation continu. C. rend. 115. 1892. pag. 137.
3. Recherches sur l'influence de l'électricité sur l'évolution de l'embryon de la Poule. C. rend. 121. 1895. pag. 955.

Davenport, C. B., 1. Studies in Morphogenesis. Nr. 2. Regeneration in Obelia and its bearing on differentiation in the germ-plasma. Anat. Anz. 9. 1894. pag. 283.
2. A preliminary catalogue of the processes concerned in ontogeny. Bull. Mus. Harvard. 27. 1895. pag. 171.
3. The role of water in growth. Proc Boston Soc. Nat. Hist. 28. 1897. pag. 73.
4. Experimental Morphologie. I u. II. New York 1897/99.

Delage, Yves, La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale. Paris 1895.

Dreyer, F., 1. Ziele und Wege biologischer Forschung, beleuchtet an der Hand einer Gerüstbildungsmechanik Jena 1892. (Referiert von H. Driesch, Biolog. Centralb. 12. pag. 528)
2. Peneroplis. Leipzig 1898.

Driesch, H., 1. Tektonische Studien an Hydroidpolypen. I—III. Jen. Zeitschr. 24 u. 25. 1889—1891.
2. Heliotropismus bei Hydroidpolypen. Zoolog. Jahrb. Syst. Abt. 5. 1890. pag. 147.
3. Die Stockbildung bei den Hydroidpolypen und ihre theoretische Bedeutung. Biol. Centralbl. 11. 1891. pag. 15.
4. Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie. Jena 1891.
5. Entwickelungsmechanische Studien. I. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwickelung. Zeitschr. f. wiss. Zool. 53. 1891. pag 160.
6. Dto. II. Über die Beziehungen des Lichtes zur ersten Etappe der tierischen Formbildung. pag. 178.
7. Kritische Erörterungen neuerer Beiträge zur theoretischen Morphologie. II. Zur Heteromorphose der Hydroidpolypen. Biolog. Centralbl. 12. 1892. pag. 545.
8. Entwickelungsmechanische Studien. III. Die Verminderung des Furchungsmaterials und ihre Folgen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 55. 1892. pag. 1.
9. Dto. IV. Experimentelle Veränderungen des Typus der Furchung und ihre Folgen. Ebenda. pag. 10.
10. Dto. V. Von der Furchung doppeltbefruchteter Eier. Ebenda. pag. 29.
11. Dto. VI. Über einige allgemeine Fragen der theoretischen Morphologie. Ebenda. pag. 34.
12. Dto. VII. Exogastrula und Anenteria. Mitt. zool. Stat. Neapel. 11. 1893. pag. 221.
13. Dto. VIII. Über Variation der Mikromerenbildung. Ebenda. pag. 226.
14. Dto. IX. Über die Vertretbarkeit der „Anlagen" von Ektoderm und Entoderm. Ebenda. pag. 232.

Driesch, H., 15. Dto. X. Über einige allgemeine entwickelungsmechanische Ergebnisse Ebenda. pag. 239.

16. Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies. Anat. Anz. 8. 1893. pag. 348.

17. Zur Theorie der tierischen Formbildung. Biol. Centralbl. 13. 1893. pag. 296.

18. Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft. Leipzig 1893.

19. Analytische Theorie der organischen Entwickelung. Leipzig 1894. (Hierzu Roux, Arch. f. Entw.-Mech. 4. 1896. pag. 466.)

20. Von der Entwickelung einzelner Ascidienblastomeren. Arch. f. Entw.-Mech. 1. 1895. pag. 398.

21. Zur Analysis der Potenzen embryonaler Organzellen. Ebenda. 2. 1895. pag. 169.

22. Die Maschinentheorie des Lebens. Biol. Centralbl. 16. 1896. pag. 353.

23. Über den Anteil zufälliger individueller Verschiedenheiten an ontogenetischen Versuchsresultaten. Arch f. Entw.-Mech. 3. 1896. pag. 295.

24. Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von Echinus microtuberculatus. Ebenda. pag. 362.

25. Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. Ebenda. 4. 1896. pag. 75.

26. Über einige primäre und sekundäre Regulationen in der Entwickelung der Echinodermen. Ebenda. pag. 247.

27. Zur Analyse der Reparationsbedingungen bei Tubularia. Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zürich. 16. 1896. pag. 425.

28. Über den Wert des biologischen Experiments. Ebenda. 5. 1897. pag. 133.

29. Neuere Beiträge zur exakten Morphologie in englischer Sprache. III. (1896). Referat über Jennings. Ebenda. pag. 148.

30. Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. I. Von den regulativen Wachstums- und Differenzierungsfähigkeiten der Tubularia. Ebenda. pag. 389.

31. Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. Ebenda. 6. 1898. pag. 198.

32. Über rein mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. Ebenda. 7. 1898. pag. 65.

33. Von der Methode der Morphologie. Biol. Centralbl. 19. 1899. pag. 33.

34. Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens. Arch. f. Entw.-Mech. 8. pag. 35 u. Leipzig 1899.

35. Studien über das Regulationsvermögen. II. Quantitative Regulationen bei der Reparation der Tubularia. Ebenda. 9. 1899. pag. 103.

36. Dto. III. Notizen über die Auflösung und Wiederbildung des Skeletts von Echinidenlarven. Ebenda. pag. 137.

Driesch, H. u. Morgan, T. H., Zur Analysis der ersten Entwickelungsstadien des Ctenophoreneies. Arch. f. Entw.-Mech. 2. 1895. pag. 204. (Hierzu auch Driesch: Bemerkungen etc. Zool. Anz. 1896. pag. 127.)

Duncker, G., Die Methode der Variationsstatistik. Arch. f. Entw.-Mech. 8. 1899. pag. 112.

van Duyne, J., Über Heteromorphose bei Planarien. Pflügers Archiv. 64. 1896. pag. 569.

v. Ebner, V., 1. Über den feineren Bau der Skeletteile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelette überhaupt. Sitzungsber. Akad. Wien. 95. 1887. pag. 55.

2. Die äussere Furchung des Tritoneies und ihre Beziehung zu den Hauptrichtungen des Embryo. Festschr. Rollet. 1893.

Eisig, H., Zur Entwickelungsgeschichte der Capitelliden. Mitt. zool. Stat. Neapel. 13. 1898. pag. 1.
Endres, H., Anstichversuche an Eiern von Rana fusca. Arch. f. Entw.-Mech. 2. 1895/6. pag. 38.
Eycleshelmer, A. C., The early development of Amblystoma. Journ. Morph. 10. 1896. pag. 343.
Faussek, V., Über die Ablagerung des Pigmentes bei Mytilus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 65. 1898. pag. 112.
Fiedler, K., Entwickelungsmechanische Studien an Echinodermeneiern. Festschr. Nägeli u. Koelliker. Zürich 1891. pag. 191.
Fischel, A., 1. Über Variabilität und Wachstum des embryonalen Körpers. Morph. Jahrb. 24. 1896. pag. 369.
2. Über Beeinflussung und Entwickelung des Pigments. Arch. f. mikr. Anat. 47. 1896. pag. 719.
3. Über Beeinflussung der Pigmentierung durch Wärme und Licht. Lotos. 1896.
4. Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. 1—4. 1897/8. Arch. f. Entw.-Mech. 6. pag. 109 u. 7. pag. 557.
5. Über die Regeneration der Linse. Anat. Anz. 14. 1898. pag. 373.
6. Über vitale Färbung von Echinodermeneiern während ihrer Entwickelung. Anat. Hefte. 11. 1899. pag. 463.
Flemming, W., Über den Einfluss des Lichts auf die Pigmentierung der Salamanderlarve. Arch. f. mikr. Anat. 48. 1896. pag. 369.
Flexner, S., The Regeneration of the nervous system of Planaria torva and the anatomy of the nervous system of double-headed forms. Journ. Morph. 14 1898. pag. 337.
Fraisse, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei Wirbeltieren. Kassel u. Berlin 1885.
Goebel, K., Organographie der Pflanzen. I. Allgemeine Organographie. Jena 1898.
Goette, A., 1. Über Entwickelung und Regeneration des Gliedmassenskeletts der Molche. Tübingen 1869.
2. Die Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
Grassi, B. e Sandias, A., Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi. Atti Accad. Catania. Vol. 6—7. 1893.
Gruber, A., Beiträge zur Kenntnis der Physiologie und Biologie der Protozoen. Ber. Nat. Ges. Freiburg. 1. 1886. pag. 33.
Gurwitsch, A., Über die formative Wirkung des veränderten chemischen Mediums auf die embryonale Entwickelung. Arch. f. Entw.-Mech. 3. 1896. pag. 219.
Haacke, W., 1. Gestaltung und Vererbung. Leipzig 1893.
2. Grundriss der Entwickelungsmechanik. Leipzig 1897.
Haeckel, E., Zur Entwickelungsgeschichte der Siphonophoren. Utrecht 1869.
Haecker, V., Die Keimbahn von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat. 49. 1897. pag. 35.
Hallez, P., Recherches sur l'embryologie des Nématodes. Paris 1885.
Hammar, J. A., Über eine allgemein vorkommende primäre Protoplasmaverbindung zwischen den Blastomeren. Arch. f. mikr. Anat. 49. 1897. pag. 92.
Hansemann, D., Studien über die Spezifität, den Altruismus und die Anaplasie der Zellen. Berlin 1893.
Hargitt, Ch. W., Recent experiments on regeneration. Zool. Bull. 1. 1997. pag. 27.
Harrison, R. G., The growth and Regeneration of the Tail of the frog Larva. Arch. f. Entw.-Mech. 7. 1898. pag. 430.
Herbst, C., 1. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwickelung der Tiere. I. Versuche an Seeigeleiern. Zeitschr. f. wiss. Zool. 55. 1892. pag. 446.

Herbst, C., 2. Über die künstliche Hervorrufung von Dottermembranen an unbefruchteten Seeigeleiern nebst einigen Bemerkungen über die Dotterhautbildung überhaupt. Biol. Centralbl. 13. 1892. pag. 14.
3. Experimentelle Untersuchungen. II. Weiteres über die morphologische Wirkung der Lithiumsalze und ihre theoretische Bedeutung. Mitt. zool. Stat. Neapel. 11. 1893. pag. 136.
4. Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. I. Die Bedeutung der Richtungsreize. Biol. Centralbl. 14. 1894. pag. 657.
5. Dto. II. Die formativen oder morphogenen Reize. Ebenda. 15. 1895. pag. 721.
6. Experimentelle Untersuchungen etc. III. Über das Ineinandergreifen von normaler Gastrulation und Lithiumentwickelung. Arch. f. Entw.-Mech. 2. 1896. pag. 455.
7. Dto. IV. Die formative Wirkung des Lithiums auf befruchtete Eier von Asterias glacialis. Ebenda. pag. 470.
8. Dto. V. Über die Unterdrückung von Entwickelungsprozessen. Ebenda. pag. 482.
9. Dto. VI. Über den Einfluss einiger anderer organischer Salze. Ebenda. pag. 497.
10. Dto. Schlussbemerkungen. Ebenda. pag. 503.
11. Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. 1. Arch. f. Entw.-Mech. 2. 1896. pag. 544.
12. Dto. 2. Versuche mit Sicyonia sculpta. Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zürich. 41. 1896. pag. 435.
13. Über die zur Entwickelung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit. 1. Die zur Entwickelung notwendigen anorganischen Stoffe. Arch. f. Entw.-Mech. 5. 1897. pag. 649.
14. Über zwei Fehlerquellen beim Nachweis der Unentbehrlichkeit von Phosphor und Eisen für die Entwickelung der Seeigellarven. Ebenda. 7. 1898. pag. 486.

Herlitzka, A., 1. Contributo allo studio della capacità evolutiva dei due primi blastomeri nell' uovo di tritoni. Arch. f. Entw.-Mech. 2. 1895. pag. 352.
2. Sullo sviluppo di embrioni completi da blastomeri isolati di uova di tritoni. Ebenda. 4. 1897. pag. 624.
3. Ricerche sulla differenziazione cellulare nello sviluppo embryonale. Ebenda. 6. 1897. pag. 45.

Hertwig, O., 1. Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies. Jen. Zeitschr. 18. 1885. pag. 276.
2. Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Teilungen der Zellen? Ebenda. pag. 175.
3. Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jen. Zeitschr. 24. 1890. pag. 268.
4. Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikr. Anat. 39. 1892. pag. 353.
5. Ältere und neuere Entwickelungstheorien. Rede. Berlin 1892.
6. Über den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Arch. f. mikr. Anat. 42. 1893. pag. 662.
7. Zeit- und Streitfragen der Biologie. I. Präformation oder Epigenesis? Jena 1894.
8. Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwickelungsgeschichte. I. Die Entwickelung des Froscheies unter dem Einfluss schwächerer und stärkerer Kochsalzlösungen. Ebenda. 44. 1895. pag. 285.
9. Experimentelle Erzeugung tierischer Missbildungen. Festschr. Gegenbaur. II. 1896. pag. 87.

Hertwig, O., 10. Zeit- und Streitfragen. II. Mechanik und Biologie. Jena 1897.
11. Über den Einfluss der Temperatur auf die Entwickelung von Rana fusca und Rana esculenta. Arch. f. mikr. Anat. 51. 1898. pag. 319.
12. Die Zelle und die Gewebe. 2. Allgemeine Anatomie und Physiologie der Gewebe. Jena 1898.
13. Beiträge etc. IV. Über einige durch Centrifugalkraft in der Entwickelung des Froscheies hervorgerufene Veränderungen. Arch. f. mikr. Anat. 53. 1898. pag. 415.

Hertwig, O. u. R., Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena 1887. Auch Jen. Zeitschr. 20. pag. 120.

Hescheler, K., Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. I u. II. Jen. Zeitschr. 30. pag. 177. 1896 u. 31. pag. 521. 1898.

His, W., 1. Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1875.
2. Über mechanische Grundvorgänge tierischer Formbildung. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1894. pag. 1.

Hofer, B., Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kernes auf das Protoplasma. Jen. Zeitschr. 24. 1890. pag. 105.

Hürthle, K., Über den Einfluss der Bewegungsnerven auf das Wachstum der Muskeln und Knochen. Jahresber. d. schles. Ges. f. vaterl. Kult. 71. 1893.

Jennings, H. S., The early development of Asplanchna Herrickii de Guerne. Bull. Mus. Harvard Coll. 30. 1896. pag. 1.

Joachimsthal, G., Über selbstregulatorische Vorgänge am Muskel. Verh. phys. Ges. Berlin 1896. pag. 21.

Joest, E., Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entw.-Mech. 5. 1897. pag. 419.

Jost, L., 1. Über Dickenwachstum und Jahresringbildung. Bot. Zeit. 49. 1891.
2. Über Beziehungen zwischen der Blattentwickelung und der Gefässbildung in der Pflanze. Ebenda. 51. 1893. pag. 89.

Ischikawa, C., Trembleys Umkehrungsversuche an Hydra nach neuen Versuchen erklärt. Zeitschr. f. wiss. Zool. 49. 1890. pag. 433.

King, Helen Dean, Regeneration in Asterias vulgaris. Arch. f. Entw.-Mech. 7. 1898. pag. 351.

Kofoid, C. A., On the early development of Limax. Bull. Mus. Harvard Coll. 27. 1895. pag. 33.

Koller, H., Ist das Periost bindegewebig vorgebildeter Knochen imstande, Knorpel zu bilden? (Mit Nachtrag von A. Hanau). Arch. f. Entw.-Mech. 3. 1896. pag. 624.

Korschelt, E., 1. Über das Regenerationsvermögen der Regenwürmer. Sitzungsber. Ges. Naturw. Marburg 1897. pag. 72.
2. Über Regenerations- und Transplantationsversuche bei Lumbriciden. Ber. Zool. Ges. 1898. pag. 79.

Kromayer, E., Die Parenchymhaut und ihre Erkrankungen. Arch. f. Entw.-Mech. 8. 1899. pag. 253.

Lavdowsky, M., Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den tierischen und pflanzlichen Zellen. Anat. Hefte. 4. 1894. pag. 353.

Lillie, F. R., 1. The embryology of the Unionidae. Journ. Morph. 10. 1895. pag. 1.
2. On the smallest parts of Stentor capable of Regeneration. Journ. Morph. 12. 1896. pag. 239.

Lillie, F. R. and Knowlton, F. P., On the Effect of Temperature on the development of animals. Zool. Bull. 1. 1897. pag. 179.

List, Th., Über den Einfluss des Lichtes auf die Ablagerung von Pigment. Arch. f. Entw.-Mech. 8. 1899. pag. 618.

Loeb, J., 1. Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. I. Über Heteromorphose. Würzburg 1891.
2. Dto. II. Organbildung und Wachstum. Würzburg 1892.

Loeb, J., 3. Investigations in physiological Morphology. III. Experiments on cleavage. Journ. Morph. 7. 1892. pag. 253.
4. Über die Entwickelung von Fischembryonen ohne Kreislauf. Pflügers Arch. 54. 1893. pag. 525.
5. On some facts and principles of physiological Morphology. Biol. Lect. Woods Holl in 1893, 1894. pag. 37.
6. Über eine einfache Methode, zwei oder mehr zusammengewachsene Embryonen aus einem Ei hervorzubringen. Pflügers Arch. 55. 1894. pag. 525.
7. Über die relative Empfindlichkeit von Fischembryonen gegen Sauerstoffmangel und Wasserentziehung in verschiedenen Entwickelungsstadien. Ebenda. pag. 530.
8. Über die Entstehung der Aktivitätshypertrophie der Muskeln. Ebenda. 56. 1894. pag. 270.
9. Über die Grenzen der Teilbarkeit der Eisubstanz. Ebenda. 59. 1894. pag. 379.
10. Beiträge zur Entwickelungsmechanik der aus einem Ei entstehenden Doppelbildungen. Arch. f. Entw.-Mech. 1. 1895. pag. 453.
11. Bemerkungen über Regeneration. Ebenda. 2. 1895. pag. 250.
12. Über Kernteilung ohne Zellteilung. Ebenda. pag. 298.
13. Untersuchungen über die physiologischen Wirkungen des Sauerstoffmangels. Pflügers Arch. pag. 249. 62. 1895.
14. Über den Einfluss des Lichts auf Organbildung bei Tieren. Pflügers Arch. 63. 1896. pag. 273.
15. Hat das Centralnervensystem einen Einfluss auf die Vorgänge der Larvenmetamorphose? Arch. f. Entw.-Mech. 4. 1896. pag. 502.
16. Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen. Pflügers Arch. 66. 1897. pag. 439.
17. On Egg-Structure and the heredity of instincts. Monist 7. 1897. pag. 481.
18. Assimilation and heredity. Monist. 8. 1898. pag. 547.
19. Über den Einfluss von Alkalien und Säuren auf die embryonale Entwickelung und das Wachstum. Arch. f. Entw.-Mech. 7. 1898. pag. 631.
20. Über die angebliche gegenseitige Beeinflussung der Furchungszellen und die Entstehung der Blastula. Ebenda. 8. 1899. pag. 363.
21. Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? Ebenda. pag. 689.
Lotze, R. H., Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens. Leipzig 1851.
Marey, E. J., Des lois de la morphogénie chez les animaux. Arch. Phys. 5. 1889. pag. 88.
Mathews, A., Zur Chemie der Spermatozoen. Zeitschr. f. physiol. Chemie. 23. 1897. pag. 399.
Maupas, E., 1. Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés. Arch. Zool. exp. 6. 1888. pag. 165.
2. Le rajeunissement Karyogamique chez les ciliés. Ebenda. 7. 1889. pag. 149.
3. Sur le déterminisme de la sexualité chez l'Hydatina senta. C. Rend. 113. 1891. pag. 388.
Metschnikoff, E., Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation. Paris 1892.
Meyer, S., Durchschneidungsversuche am Nervus glossopharyngeus. Arch. f. mikr. Anat. 48. 1896. pag. 143.
Mingazzini, P., Sulla rigenerazione nei Tunicati. Boll. Soc. Nat. Napoli. 5. 1891. pag. 76.
Morgan, T. H., 1. Experimental Studies on Teleost Eggs. Anat. Anz. 8. 1893. pag. 803.
2. Experimental Studies on Echinoderm Eggs. Anat. Anz. 9. 1894. pag. 141.
3. The formation of the fish Embryo. Journ. Morph. 10. 1895. pag. 419.
4. The formation of one Embryo from two blastulae. Arch. f. Entw.-Mech. 2. 1895. pag. 65.
5. A Study of a Variation in cleavage. Ebenda. pag. 72.
6. Studies of the ‚Partial‘ Larvae of Sphaerechinus. Ebenda. pag. 81.

Morgan, T. H., 7. Half-Embryos and whole-Embryos from one of the first two Blastomeres of the Frogs Egg. Anat. Anz. 10. 1895. pag. 623.
8. A Study of Metamerism. Quart. Journ. M. Sc. 37. 1895. pag. 395.
9. Experimental Studies of the Blastula- and Gastrula-Stages of Echinus. Arch. f. Entw.-Mech. 2. 1895. pag. 257.
10. The fertilization of non-nucleated fragments of Echinoderm-Eggs. Ebenda. pag. 268.
11. The number of cells in Larvae from isolated Blastomeres of Amphioxus. Ebenda. 3. 1896. pag. 269.
12. The production of artificial astrosphaeres. Ebenda. pag. 339.
13. The development of the frogs egg. New York 1897.
14. Regeneration in Allolobophora foetida. Arch. Entw.-Mech. 5. 1897. pag. 570.
15. Regeneration and liability to injury. Zool. Bull. 1. 1898. pag. 287.
16. Experimental Studies of the Regeneration of Planaria maculata. Arch. f. Entw.-Mech. 7. 1898. pag. 365.
17. A Confirmation of Spallanzani's Discovery of an Earthworm Regenerating a Tail in place of a Head. Anat. Anz. 15. 1899. pag. 407.
18. The Action of Salt-solutions on the unfertilized and fertilized Eggs of Arbacia and other Animals Arch. Entw.-Mech. 8. 1899. pag. 448.

Morpurgo, B., Über Aktivitätshypertrophie der willkürlichen Muskeln. Virchows Arch. 150. 1897. pag. 522.

Mc Murrich, J. P., 1. Cell Division and development. Biol. Lect. Woods Holl. 1894. pag. 125.
2. Embryology of the Isopod Crustacea. Journ. Morph. 11. 1896. pag. 63.

Nägeli, C., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig 1884.

Newport, G., On the Impregnation of the ovum in the amphibia. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1851. pag. 169.

Noll, F., Über den Einfluss der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Arb. Bot. Inst. Würzburg. 3. 1888. pag. 466.

Norman, W. W., Segmentation of the nucleus without segmentation of the protoplasm. Arch. f. Entw.-Mech. 3. 1896. pag. 106.

Nussbaum, M., 1. Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. I. Die spontane und künstliche Teilung der Infusorien. Arch. f. mikr. Anat. 26. 1886. pag. 485.
2. Dto. II. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra. Ebenda. 29. 1887. pag. 265.
3. Mechanik des Trembleyschen Umstülpungsversuchs. Ebenda. 37. 1891. pag. 513.
4. Die mit der Entwickelung fortschreitende Differenzierung der Zellen. Sitz.-Ber. niederrhein. Ges. Bonn 1894. pag. 81.
5. Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta. Arch. f. mikr. Anat. 49. 1897. pag. 227.

Patten, W., 1. Artificial modifications of the segmentation and blastoderm of Limulus polyphemus. Zool. Anz. 1894. pag. 72.
2. Variations in the development of Limulus polyphemus. Journ. Morph. 12. 1896. pag. 17.

Peebles, Florence, 1. Experimental Studies on Hydra. Arch. f. Entw.-Mech. 5. 1897. pag. 794.
2. The Effect of Temperature on the Regeneration of Hydra. Zool. Bull. 2. 1898. pag. 125.

Pfeffer, W., 1. Pflanzenphysiologie. 1. Aufl. Leipzig 1882. 2. Aufl. I. Bd. 1897.
2. R. Heglers Untersuchungen über den Einfluss von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen. Ber. sächs. Ges. Wiss. 1891. pag. 638.
3. Über den Einfluss des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Ebenda. 1896. pag. 505.
Pflüger, E., 1. Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur. Pflügers Arch. 15. 1877. pag. 57.
2. Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen. Ebenda. 31. 1883. pag. 311.
3. Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen und auf die Entwickelung des Embryo. Ebenda. 32. 1883. pag. 1.
4. Über die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zellteilung. Ebenda. 34. 1884. pag. 607.
Platner, G., Kern und Protoplasma. Breslau 1887.
Preyer, W., Spezielle Physiologie des Embryo. Leipzig 1885.
Rand, H. W., Regeneration and Regulation in Hydra viridis. Arch. f. Entw.-Mech. 8. 1899. pag. 1.
Randolph, Harriet, Observations and Experiments on Regeneration in Planarians. Arch. f. Entw.-Mech. 5. 1897. pag. 352.
Rathke, P., Über die Ursache des gelegentlichen Auftretens von Knorpel bei der Myositis ossificans. Arch. f. Entw.-Mech. 7. 1898. pag. 398.
Rauber, A., 1. Formbildung und Formstörung in der Entwickelung von Wirbeltieren. Morph. Jahrb. 6. 1880. pag. 1.
2. Tier und Pflanze. Leipzig 1881.
3. Neue Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle. Morphol. Jahrb. 8. 1883. pag. 283.
Rhumbler, L., 1. Zellleib-, Schalen- und Kernverschmelzungen bei den Rhizopoden und deren wahrscheinliche Beziehungen zu phylogenetischen Vorstufen der Metazoenbefruchtung. Biol. Centralbl. 18. 1898. pag. 21.
2. Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle I. Arch. f. Entw.-Mech. 7. 1898. pag. 103. II. und III Ebenda. 9. 1899. pag. 32.
3. Die Furchung des Ctenophoreneies nach Ziegler und deren Mechanik. Ebenda. 8. 1899. pag. 187.
Ribbert, H., 1. Beiträge zur kompensatorischen Hypertrophie und zur Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. 1. 1894. pag. 69.
2. Über Veränderungen transplantierter Gewebe. Ebenda. 6. 1897. pag. 131.
3. Über Rückbildung an Zellen und Geweben und über die Entstehung der Geschwülste. Bibl. med. Abt. C. 1897.
4. Über Veränderungen der abnorm gekrümmten Schwanzwirbelsäule des Kaninchens. Arch. f. Entw.-Mech. 6. 1898. pag. 537.
5. Über Transplantation von Ovarium, Hoden und Mamma. Ebenda. 7. 1898. pag. 688.
Rörig, A., 1. Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproduktionsorganen der Cerviden und der Geweihbildung derselben? Arch. Entw.-Mech. 8. 1899. pag. 382.
2. Über die Wirkung der Kastration von Cervus mexicanus auf die Schädelbildung. Ebenda. pag 633.
Rossi, N., Sull' azione dell' elettricità sullo sviluppo delle uova degli Anfibi. Arch. f. Entw.-Mech. 4. 1896. pag. 273.
Roux, W., 1. Die Verzweigungen der Blutgefässe. Jen. Zeitschr. 12. 1878. pag. 205.
2. Die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe. Ebenda. 13. 1879. pag. 321.

Roux, W., 3. Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881.
4. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der funktionellen Anpassung. I. Struktur eines hoch differenzierten bindegewebigen Organs. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1883. pag. 76.
5. Dto. II. Über die Selbstregulation der morphologischen Länge der Skelettmuskeln. Jen. Zeitschr. 16. 1883. pag. 358.
6. Dto. III. Beschreibung und Erläuterung einer knöchernen Kniegelenkanchylose. Wie 4. 1885. pag. 120.
7. Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig 1883.
8. Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. I. Zur Orientierung über einige Probleme der embryonalen Entwickelung. Zeitschr. f. Biologie. 21. 1885.
9. Dto. II. Über die Entwickelung des Froscheies bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1884.
10. Dto. III. Über die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Teilung des Froscheies. Ebenda. 1885.
11. Dto. IV. Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Kopulationsrichtung des Eikernes und des Spermakernes. Arch. f. mikr. Anat. 29. 1887. pag. 157.
12. Dto. V. Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwickelung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Virchows Arch. 114. 1888. pag. 113.
13. Dto. VI. Über die morphologische Polarisation von Eiern und Embryonen durch den elektrischen Strom. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wiener med. Abt. 101. 1891. pag. 27.
14. Die Entwickelungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft. Wien 1890.
15. Über das entwickelungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verh. anat. Ges. Wien 1892. pag. 22.
16. Über Mosaikarbeit und neuere Entwickelungshypothesen. Anat. Hefte. 2. 1893. pag. 277.
17. Über die Spezifikation der Furchungszellen und über die bei der Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge. Biol. Centralbl. 13. 1893. pag. 612.
18. Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik. Leipzig 1895. Enthält Nr. 1—16 nebst einigen anderen kleineren Artikeln.
19. Über den Cytotropismus der Furchungszellen des Grasfrosches. Arch. f. Entw.-Mech. 1. 1894. pag. 43.
20. Über die verschiedene Entwickelung isolierter erster Blastomeren. Ebenda. 1895. pag. 596.
21. Über die Selbstordnung (Cytotaxis) sich „berührender" Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten. Ebenda. 3. 1896. pag. 381.
22. Über die Bedeutung „geringer" Verschiedenheiten der relativen Grösse der Furchungszellen für den Charakter des Furchungsschemas. Ebenda. 4. 1896. pag. 1.
23. Für unser Programm und seine Verwirklichung. Ebenda. 5. 1897. pag. 1.

Sachs, J., 1. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1887. (Darin weitere Litteratur des Verfassers.)
2. Physiologische Notizen. Marburg 1898.

Sala, L., Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eies bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. 44. 1895. pag. 422.



Samassa, H., 1. Über die äusseren Entwickelungsbedingungen des Eies von Rana temporaria. Verh. zool. Ges. 1896. pag. 93.
2. Über die Einwirkung von Gasen auf die Protoplasmaströmung und Zellteilung von Tradescantia, sowie auf die Embryonalentwickelung von Rana und Ascaris. Verh. nat.-med. Vers. Heidelberg, 6. 1898. pag. 1.

Schaper, A., Experimentelle Studien an Amphibienlarven. 1. Haben künstlich angelegte Defekte im Centralnervensystem oder die vollständige Elimination desselben einen nachweisbaren Einfluss auf die Entwickelung des Gesamtorganismus junger Froschlarven? Arch. f. Entw.-Mech. 6. 1898. pag. 151.

Schmidt, R., Vergleichend-anatomische Studien über den mechanischen Bau der Knochen und seine Vererbung. Zeitschr. f. wiss. Zool. 65. 1898. pag. 65.

Schultze, O., 1. Über die unbedingte Abhängigkeit normaler tierischer Gestaltung von der Wirkung der Schwerkraft. Verh. anat. Ges. 8. 1894. pag. 117.
2. Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationsrichtung. Arch. f. Entw.-Mech. 1. 1894. pag. 269.
3. Die Notwendigkeit der richtenden Wirkung der Schwerkraft für die Entwickelung des Froscheies. Sitz.-Ber. phys.-med. Ges. Würzburg. pag. 41. 1897. Dazu Roux, Arch. f. Entw.-Mech. 5. pag. 387.

Sedillot, C., De l'influence des fonctions sur la structure et la forme des organes. C. rend. 59. 1864. pag. 539.

Seeliger, O., 1. Giebt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? Arch. f. Entw.-Mech. 1. 1894. pag. 203.
2. Bemerkungen über Bastardlarven der Seeigel. Ebenda. 3. 1896. pag. 477.

Solger, B., Der gegenwärtige Stand der Lehre von der Knochenarchitektur. Moleschotts Unters. 16. 1896.

Spallanzani, L., Prodromo di un' opera soprà le riproduzioni animali. Opere. Tom. 4. Milano 1826.

Standfuss, M., 1. Handbuch der paläarktischen Grossschmetterlinge. Jena 1896. (Ref. von A. Lang, Biol. Centralbl. 16. 1896. pag. 466.)
2. Experimentelle zoologische Untersuchungen mit Lepidopteren. Denkschr. schweiz. Naturf.-Ges. 36. 1898. pag. 1.

Zur Strassen, O., 1. Embryonalentwickelung der Ascaris megalocephala. Arch. f. Entw.-Mech. 3. 1896. pag. 27.
2. Über das Wesen der tierischen Formbildung. Verh. zoolog. Ges. 1898. pag. 142.
3. Über die Riesenbildung bei Ascariseiern. Arch. f. Entw.-Mech. 7. 1898. pag. 642.

Szymonovicz, L., Über den Bau und die Entwickelung der Nervenendigungen im Entenschnabel. Arch. f. mikr. Anat. 48. 1896. pag. 329.

Tornier, G., 1. Das Entstehen der Gelenkformen. Arch. f. Entw.-Mech. 1. 1894 u. 1895. pag. 124.
2. Über Hyperdaktylie, Regeneration und Vererbung mit Experimenten. Ebenda. 3. pag. 469 u. 4. pag. 180. 1896.
3. Über experimentell erzeugte dreischwänzige Eidechsen und Doppelgliedmassen von Molchen. Zool. Anz. 20. 1897. pag. 356.
4. Über Operationsmethoden, welche sicher Hyperdaktylie erzeugen mit Bemerkungen über Hyperdaktylie und Hyperpedie. Ebenda. pag. 362.

Trembley, A., Histoire des Polypes d'eau douce. Leide 1744.

Vernon, H. M., 1. The effect of environment on the development of Echinoderm larvae. Phil. Trans. 186. 1895. pag. 577.
2. The relations between hybrid and parent forms of Echinoid larvae. Ebenda. 190. 1898. pag. 465.

Verworn, M., Die physiologische Bedeutung des Zellkernes. Pflügers Arch. 51. 1891. pag. 1.
Vöchting, H., 1. Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn 1878.
2. Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.
de Vries, H., 1. Intracellulare Pangenesis. Jena 1889.
2. Über abnormale Entstehung sekundärer Gewebe. Jahresber. wiss. Bot. 22. 1891. pag. 35.
Weismann, A., 1. Das Keimplasma. Jena 1892.
2. Neue Versuche zum Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Zool. Jahrb. Syst. Abt. 8. 1895. pag. 611.
Wetzel, G., 1. Transplantationsversuche mit Hydra. Arch. f. mikr Anat. 45. 1895. pag. 273.
2. Über die Bedeutung der cirkulären Furche in der Entwickelung der Schultzeschen Doppelbildungen von Rana fusca. Ebenda. 46. 1895. pag. 654.
3. Transplantationsversuche mit Hydra. Ebenda. 52. 1898. pag. 70.
Whitman, C. O., The inadequacy of the cell theory of development. Journ. Morph. 8. 1893. pag. 639.
Whitman, C. O. and Eyclesheimer, A. C., The egg of Amia and its cleavage. Journ. Morph. 12. 1896. pag. 309.
Wigand, A., Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuviers. Braunschweig 1874—77.
Wilson, C. B., Experiments on the Early Development of the Amphibian Embryo under the influence of Ringer and salt solutions. Arch. f. Entw.-Mech. 5. 1897. pag. 615.
Wilson, E. B., 1. The Cell-lineage of Nereis. Journ. Morph. 6. 1892. pag. 361.
2. Amphioxus and the mosaic theory of development. Journ. Morph. 8. 1893. pag. 579.
3. On cleavage and mosaic work. Appendix to Crempton. 1. Arch. f. Entw.-Mech. 3. 1895. pag. 19.
4. The Cell in development and inheritance. New York u. London 1896.
5. Considerations on cell-lineage and ancestral reminiscence. New York Acad. Scienc. 11. 1898. pag. 1.
Windle, B. C. A., The Effects of Electricity and magnetism on Development. Journ. Anat. Phys. 29. 1895. pag. 346.
Wolff, C. F., Theoria generationis (1759). Übersetzt von P. Samassa. Leipzig 1896.
Wolff, G., Entwickelungsphysiologische Studien. I. Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entw.-Mech. 1. 1895. pag. 380.
Wolff, G. J., Das Gesetz der Transformation der Knochen. Berlin 1892. pag. 415.
Yung, E., Propos scientifiques. Paris 1890. (Darin weitere Litteratur.)
Ziegler, 1. Über Furchung unter Pressung. Verh. anat. Ges. 1894. pag. 132.
2. Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge der Nematoden. Zeitschrift f. wiss. Zool. 60. 1895. pag. 351.
3. Experimentelle Studien über die Zellteilung. I. Die Zerschnürung der Seeigeleier. Arch. f. Entw.-Mech. 6. 1898. pag. 249.
4. Dto. II. Furchung ohne Chromosomen. Ebenda. pag. 282.
5. Dto. III. Die Furchungszellen von Beroë ovata. Ebenda. 7. 1898. pag. 34.
Zielonko, J., Pathologisch-anatomische und experimentelle Studien über Hypertrophie des Herzens. Virchows Arch. 62. 1874. pag. 29.
Zimmermann, A., Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Breslau 1887. (Abschn. I. Kap. 19 u. Abschn. II. Kap. 6.)
Zoja, R., 1. Sullo sviluppo dei blastomeri isolati delle uova di alcune meduse. Arch. f. Entw.-Mech. 1 u. 2. 1895. pag. 518. pag. 1.
2. Untersuchungen über die Entwickelung der Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. 47. 1896. pag. 218.

Inhalt.



I. Einleitung.

1. Beziehungen zu W. Roux. — Methode.

Seit dem Jahre 1893, als Wilhelm Roux unter dem Titel „Ziele und Wege der Entwickelungsmechanik“ eine methodisch-begriffliche Einleitung in das Gebiet der rationellen Morphologie schrieb, ist in diesen Berichten von der Entwickelungsphysiologie im weitesten Sinne nicht gehandelt, sondern ist nur die Regenerationslehre in jährlichen Berichten seitens Barfurth in ihren Fortschritten dargestellt worden.

Mein hier vorliegender Aufsatz, welcher auch wie der Rouxsche eine Einleitung, aber keine methodisch-begriffliche, sondern eine sachlich-orientierende Einleitung sein soll, stellt sich also als Fortsetzung jener

Arbeit Roux's dar, Da wird sich denn mancher Leser fragen, wie man eine „Fortsetzung" schreiben könne, wenn man in gar manchen Punkten mit dem Autor, der den „Anfang" schrieb, nicht einer Meinung ist, und so wird denn wohl mancher von mir verlangen, dass ich zu dem Inhalt jenes von Roux verfassten Artikels zunächst Stellung nehmen solle.

Das soll aber nur in Bezug auf ganz wenige Punkte und in Bezug auf sie auch nur in aller Kürze geschehen.

Denn was Roux und mich in unseren Ansichten und Absichten trennt, tritt zurück gegenüber dem, was uns verbindet, wird unwesentlich gegenüber dem Gemeinsamen unseres Strebens.

Soll ich hier Differenzpunkte nennen, so sind es vor allem drei:

Der erste ist unwesentlich, er betrifft den Namen. Ich sage nicht „Entwickelungsmechanik", da mir das Wort „Mechanik" nicht am Platze zu sein scheint, wenn mit ihm nur den Begriffen „kausal" oder „rationell" Ausdruck gegeben werden soll, und da es mir zu viel zu präjudizieren scheint, wenn es besagen soll, Entwickelungsgeschehen sei prinzipiell in physikalisch-chemisches, in „mechanisches", Geschehen auflösbar; im Gegenteil: ich glaube, kürzlich (34) den Beweis geführt zu haben, dass es das nicht ist. So sage ich denn[1]) für die Lehre von den allgemeinen Gesetzlichkeiten, gemäss deren sich die Lebewesen individuell entwickeln: „Entwickelungsphysiologie"; für die allgemeine Lehre vom Formgeschehen aber, welche nicht nur die „Entwickelung", sondern die Regeneration und andere Regulationsgeschehnisse sowie die „Umwandlung" zum Objekt hat, schlage ich vor, „Rationelle Morphologie" zu sagen. Dieses Wort trifft das Wesen unserer jungen Wissenschaft besser als der Ausdruck „Kausale Morphologie".

Wohl suchen wir „Ursachen" (causae), auf welche hin die einzelnen Formgeschehnisse eintreten, aber was wir vor allem suchen, das sind Gesetzlichkeiten, sind Obersätze allgemeiner Gültigkeit, unter die wir die einzelnen Arten der Abhängigkeiten und Beziehungen der Formgeschehnisse subsumieren können: wir suchen „Erkenntnisgründe" (rationes) zum Verständnis der einzelnen Formgeschehensarten. Unsere „rationelle" Morphologie ist zugleich „kausal", denn die von ihr gefundenen oder gesuchten Sätze handeln von kausalen oder doch funktionellen Abhängigkeiten (das Wort „Funktion" im weiten Sinne der Mathematiker verstanden); aber eine „kausale" Morphologie brauchte nicht ohne weiteres „rationell" zu sein.

---

[1]) Aus historischen Gründen das Wort „Entwickelungsmechanik" beizubehalten, dafür dürfte um so weniger ein Grund vorliegen, als uns Roux (23), selbst mitgeteilt hat, dass das Wort nicht seine, aus Begriffsanalyse entsprungene, Erfindung ist, sondern ihm von R. Heidenhain zur Verwendung vorgeschlagen wurde.



Die zweite Differenz zwischen Roux und mir betrifft unsere Stellung zum Darwinismus und zur Descendenztheorie. Roux nimmt Beide an und sieht in ihnen nützliche und wichtige Hülfsmittel. Ich erblicke in der Descendenztheorie eine Hypothese von hoher Wahrscheinlichkeit, die uns zur Zeit, wo wir nicht viel mehr als die Thatsache der Abstammung ahnen, ohne über das „Wie" irgend etwas Sicheres aussagen zu können, zur Gewinnung analysierter, wirklich wissenschaftlicher Einsicht leider sehr wenig nützt; im Darwinismus aber erblicke ich einen grossen Irrtum[1]); durch Wigand, Naegeli und G. Wolff, um nur diese Namen zu nennen, halte ich ihn für genügend, ja fast für übergenug, widerlegt und erachte es daher auch für unnötig auf ihn basierte Einzelschlussfolgerungen im folgenden in Erwägung zu ziehen.

Unser dritter Differenzpunkt bezieht sich auf unsere Ansicht vom Ziele unserer Wissenschaft: nach Roux (23) haben „wir als Biologen uns als Höchstes nur die Aufgabe gestellt, das biologische Geschehen womöglich ganz auf die im Bereiche des Anorganischen vorkommenden, bereits erkannten Wirkungsweisen zurückzuführen"; für mich ist das letzte Ziel der rationellen Morphologie, wie jeder Wissenschaft, unbefangene, letzthin-analysierte Darstellung allgemeiner Abhängigkeitsverhältnisse; ja, ich glaube, wenigstens in einem Falle, gezeigt zu haben (34), dass jenes von Roux erstrebte angebliche Ziel unserer Wissenschaft nicht nur vorläufig, sondern überhaupt eine Unmöglichkeit ist, dass vielmehr die endgültige Analyse der Vorgänge im Bereich der lebenden Natur, zum mindesten in jenem einen Falle, nicht auf physikalisch-chemische Elementargesetze, sondern auf elementare Lebensgesetze, auf vitalistische Elementargesetze führt. —

Aber eins weiss ich mich mit Roux in der Art unseres Vorgehens, in unserer Methodik. Wir studieren „die Entwickelung" ihrer selbst willen, um allgemeine Entwickelungsgesetze zu ermitteln, nicht nur, um eine Entwickelungsgeschichte mit der anderen zu „vergleichen". Zur Vergleichung, deren Ziel zur Zeit nur Klassifikation sein kann, steht unsere rationelle Wissenschaft in direktem Gegensatz.

Da wir nun nicht nur unbestimmte Wahrscheinlichkeiten der Entwickelungsgesetzlichkeit ermitteln wollen, wie man es mit Hülfe der Vergleichung wohl auch bisweilen vermöchte, sondern da wir Abhängigkeiten kennen lernen wollen, welche den Charakter der Sicherheit tragen, wie die der Physik, so bedürfen wir eines besonderen Hülfmittels der Forschung,

[1]) Gegen den Wert der Spezialarbeiten Darwins ist hiermit natürlich gar nichts ausgesagt und noch weniger gegen die sympathische Persönlichkeit Darwins selbst; es ist seltsam, dass man das oft nicht begreift.

des einzigen, welches uns gestattet, Abhängigkeitsfaktoren bewusst zu variieren: dieses Hülfsmittel ist das Experiment, und zwar, wie Roux es mit Recht genannt hat, das analytische Experiment. Ihm gesellt sich hinzu eine begrifflich-analysierte, wenn möglich mathematische Formulierung gewonnener Ergebnisse, aus der sich ihre Subsumption unter bekannte Naturgesetze oder die Nötigung, ihretwegen neue zu schaffen, ergeben kann. Der analysierten Formulierung unterzogene Ergebnisse brauchen nicht unumgänglich durch das Experiment gewonnen zu sein, aber nur dann nicht, wenn sie in durch Mass oder Zahl, also mathematisch gekennzeichneter Form auftreten, und auch dann bedürfen sie der Kontrolle unter experimental hergestellten Bedingungen: es genüge zur Charakteristik des Gesagten an die Ermittelung der Beteiligung der Kapillarität an organischen Gestaltungsvorgängen zu erinnern. Von einer Formulierung seitens Sachs (Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung) ging diese Forschungrichtung aus, Berthold formulierte dann noch strenger und fand die relative Geltung des Prinzip der kleinsten Flächen, d. h. die Geltung, „soweit es die Bedingungen des Systems gestatten"; Roux fand dasselbe unter experimentellen Bedingungen; die Unterordnung der studierten Vorgänge unter die „Kapillaritätsgesetze" ward dadurch, mit gewissen später zu betonenden Einschränkungen, sicher. Freilich konnte sie es nur werden, insofern die Gesetzlichkeiten der Kapillarität und ihre Formäusserungen seitens der Physik klargelegt waren. und solches gilt natürlich stets, wenn Geschehnisse an lebenden Körpern unter anorganische Geschehensarten subsumiert werden sollen. In diesem Sinne sind dann physikalische Experimentalforschungen, welche von anorganischer Seite her auf eventuelle Subsumptionsermöglichung von Lebensäusserungen direkt hinzielen, sehr schätzbar, und es genügt die Namen Bütschli, Dreyer und Rhumbler zu nennen, um diese Forschungsweise zu kennzeichnen.

Freilich wird, um diese von mir (vgl. 4, 11) als Eliminationsmethode bezeichnete Forschungsrichtung, welche Vorgänge an Lebenskörpern aus der Reihe der eigentlichen Lebensvorgänge „eliminiert", wirklich zu sicheren, nicht nur an wahrscheinlichen Aussagen zu befestigen, für die sie vertretenden Forscher noch die Notwendigkeit hinzutreten, nun auch wirklich aufzuzeigen, dass der allgemeine Zustand der in Rede stehenden Lebenskörper auch das Auftreten der an ihnen vermuteten Wirkungsweisen wirklich gestatte, und das geht wohl nur auf experimentellem Wege an.

So werden wir also immer wieder auf das Experiment, als auf unsere wahre Allein-Methode zurückgeführt; auch die Methode der Formulierung

ist nur etwas Einleitendes, dass im weiteren Verfolg zu fruchtbaren Resultaten des Experiments an mehreren Stellen bedarf.

Unsere rationelle Morphologie zielt also hin auf Ermittelung allgemeiner Gestaltungsgesetze mit Hülfe des Experiments.

His und Goette sind als erste Vorläufer unseres Wissenszweiges in der zweiten Hälfte unseres Jahrhunderts zu nennen; seine ersten, sich des Experiments bewusst zur Ermittelung organischer Gestaltungsgesetze bedienenden Vertreter sind Pflüger und vor allem, zuerst nach festgelegtem, fortlaufendem Plane arbeitend: Wilhelm Roux.

2. Programm der Untersuchung.

Roux hat in jenem Aufsatz, dessen Fortsetzung wir hier schreiben, Ziel und Methode der rationellen Morphologie gekennzeichnet; wir haben soeben unsere mit den seinen in Vielem identischen Ansichten über diese beiden Punkte kurz zusammengefasst.

Nachdem jene einleitende Arbeit den Lesern dieser Berichte unterbreitet wurde, gilt es nun ihnen eine andere „Einleitung“ vorzuführen, sie zu orientieren über das, was bisher im Gebiete der rationellen Morphologie zu Tage gefördert worden ist; doch soll diese Aufgabe gewisse Einschränkungen erfahren.

Ich beabsichtige nämlich nicht, das Gesamtgebiet der rationellen Morphologie dem Leser in seinen Ergebnissen kurz zu schildern, sondern nur das Gebiet der Entwickelungsphysiologie im engeren Sinne, also die über die Entwickelung des Erwachsenen aus dem Keim ermittelten Gesetzlichkeiten; alles was ich „sekundäre Regulationen“, d. h. nicht mit den Mitteln normaler Ontogenese geschehende Regulationen, nenne, bleibt also ausser Betracht, oder wird doch nur in Kürze dort berührt, wo es auf Fakten der normalen Ontogenese ein Licht zu werfen geeignet ist, wie uns das z. B. bei Analyse des Begriffs der prospektiven Potenz begegnen wird.

Vor allem bleiben also die echten Regenerationserscheinungen ausserhalb des Rahmens unserer Betrachtungen, und sie können es um so eher bleiben, als Barfurth das hier Geleistete den Lesern in jährlichen, sehr eingehenden Berichten darbietet. Eben diese Barfurthschen Berichte veranlassen mich aber noch zu einer weiteren Einschränkung meines Vorhabens: Barfurth fasst seine Aufgabe sehr weit, wie ich denke, zu weit; er nennt vieles „Regeneration“, was ich nicht so nennen würde. Aber eben dadurch hat er mir in schätzenswerter Weise in Hinsicht auf die

Leser dieser Berichte vorgearbeitet: ich müsste von ihm schon Berichtetes oft in extenso wiederholen, wollte ich mein Augenmerk vorwiegend auf das Detail des Ermittelten legen.

So soll das denn nicht geschehen, es soll alles Detail der Ermittelungen in unserem Gebiete nur angedeutet[1]) und dafür dem Leser der Zusammenhang und die logische Gliederung der verschiedenen in ihm behandelten oder noch zu behandelnden Probleme um so deutlicher gemacht werden.

Der Leser soll sich klar darüber werden, warum wir gerade das studieren, was wir studieren, und warum wir das in einer solchen Weise thun, wie es geschieht.

Haben wir doch nicht eine alte, anerkannte und bekannte Wissenschaft in ihren Resultaten darzustellen, sondern wir haben die Leser, wenigstens viele von ihnen, mit einer neuen, noch unbekannten und leider nicht immer nach Gebühr gewürdigten Wissenschaft vertraut zu machen, haben für diese Wissenschaft, welche wir für einen Teil der eigentlich wissenschaftlichen Morphologie halten, junge Kräfte zu werben.

Ein einmaliger, alles Wichtige erwähnender und an seinen Ort stellender Essay erscheint uns dafür am geeignetsten; in einer Reihe von Jahren, wenn etwa unsere junge Wissenschaft ein wirklich anderes Bild gewonnen haben wird, mag ihm ein weiterer folgen.

Ein stark subjektiver Zug der Darstellung lässt sich bei solcher Erfassung der Aufgabe freilich nicht vermeiden. In eigentlichen „Berichten" oder „Referaten", die jährlich wiederkehren, würde ich ein solches Hervortreten des subjektiven Elements für ungehörig erachten; bei einer „Einführung" in ein Wissensgebiet, dünkt mich, wird es anregend wirken, sei es auch nur, weil es zum Widerspruch reizt. —

So ist denn meine allgemeine Absicht gekennzeichnet und es erübrigt, den Lesern einige nähere Angaben hinsichtlich des in diesem Aufsatz von mir eingeschlagenen Vorgehens zu machen.

Nur wirklich sichere Resultate darbietende Untersuchungen, also nur mit Bewusstsein ihres Zieles und Wertes angestellte Forschungen sind in den folgenden Blättern eingehend berücksichtigt worden, alles nebenbei Gewonnene wurde auch nur nebenbei erwähnt oder auch gar nicht. Auf absolute Vollständigkeit in der Darlegung des Geleisteten macht dieser Bericht keinen Anspruch. Zumal gilt solches von rein theoretischen Ermittelungen.

Es ist in neuester Zeit Mode geworden, auch rein deskriptiven Arbeiten oft recht weitläufige theoretische Ausführungen mit auf den Weg

---

[1]) Bezüglich der Details mag der Leser auch auf die treffliche von Delage herausgegebene „Année biologique" verwiesen sein, von der jetzt jährlich ein Band erscheint.

zu geben; es heisst meines Erachtens nicht, den Wert einer gründlichen und sorgfältigen Untersuchung deskriptiver Art schmälern, wenn man dieses Verfahren nicht billigt. Zum Aussprechen allgemeiner Abhängigkeitsverhältnisse, also zum allgemeinen Theoretisieren berechtigen eben nur experimentell gewonnene Resultate und sollte daher auch persönlich nur das Anstellen experimenteller Forschungen berechtigen. Deskriptive Untersuchungen vermögen höchstens ein Negatives zu leisten, nämlich zu zeigen, dass ein angeblich gefundenes Allgemeingesetz nicht allgemein gewesen sei, wie das hinsichtlich gewisser Zellteilungsregeln der Fall ist (Zur Strassen, Bergh, Jennings); aber Positives auszusagen gestatten sie nie, und jenes Negative auszusagen auch nicht immer, sondern nur bei relativ einfachen Dingen. Wir werden Gelegenheit haben, an verschiedenen Orten auf den Wert oder Unwert solcher auf Grund rein deskriptiven Materials gethaner Aussprüche einzugehen. (Potenz der Blastomeren, funktionelle Anpassung u. a.) —

Die verschiedenen im folgenden behandelten Probleme haben sich in sehr verschiedenem Umfange der Bearbeitung zu erfreuen gehabt, am besten durchgearbeitet ist die Frage nach den Potenzen der Blastomeren: wenn gerade sie hier nicht sehr eingehend, sondern nur in ihren wichtigsten und von mir für relativ gesichert gehaltenen Ergebnissen zur Darstellung kommt, so liegt das daran, dass ich vor drei Jahren in meinen „Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese“ (25) alles hierher gehörige, wie ich denke, ziemlich erschöpfend dargestellt habe. Jedenfalls hat seither dieses Problem kein wesentlich anderes Aussehen gewonnen, und ich könnte, wollte ich vieles Einzelne wiederbringen, nur schon Gesagtes abschreiben. —

Das Litteraturverzeichnis berücksichtigt manche Forschungsergebnisse, die im Text nicht zur Sprache kommen, freilich nicht erschöpfend; es soll dem Leser zeigen, wo er sich über Probleme der rationellen Morphologie, die in unserem absichtlich engbegrenzten Rahmen nicht zur Sprache kommen, oder doch nur gestreift werden, wie die Probleme der Regeneration, der Umwandlung, der Zellteilung etc., orientieren könne; die Auswahl der Litteratur in dieser Hinsicht ist so getroffen, dass der Leser von den angegebenen wichtigsten Publikationen aus weitere unschwer finden kann; gleiches gilt von den Veröffentlichungen über rationelle Morphologie im Gebiete der Botanik, das hier nur ganz beiläufig berücksichtigt werden konnte.

Die Arbeiten der wenigen bewusst und konsequent rationell arbeitenden Forscher wurden dagegen so vollständig wie möglich aufgezählt, auch wenn sie zum Teil nicht eigentlich entwickelungsphysiologische Gegen-

stände behandeln; fortgelassen wurden aber auch hier manche rein polemische Aufsätze.

Innerhalb des eigentlichen Gebietes der „Entwickelungsphysiologie" wurde hinsichtlich der Darstellung prinzipielle Vollständigkeit angestrebt; kein irgendwie bearbeitetes oder, soweit ich sehe, in nächster Zeit bearbeitbares Gebiet ist ganz unerwähnt geblieben, mag es oft auch bei blosser Erwähnung geblieben sein. So erhält also der Leser ein wirkliches Gesamtbild des Geleisteten.

Gelegentliche Beobachtungen meinerseits, die nicht publiziert sind, wird man hie und da zerstreut finden, ohne dass sie besonders als solche gekennzeichnet wären.

3. Über die Begriffe des Normalen und der primären Regulation.

Vor aller Darlegung sachlicher Ermittelungen sind zwei Begriffe zu erörtern, deren klares Verständnis zur richtigen Erfassung alles Folgenden unumgänglich notwendig ist.

Es wurde oben erwähnt, „sekundäre Regulationen" sollten von unserem auf die „Entwickelungsphysiologie" im engeren Sinne begrenzten Thema ausgeschlossen bleiben. Was heisst das? Was bedeutet dieses Wort „sekundäre Regulation", und was sein offenbares Gegenstück, die „primäre Regulation"?

Als Regulation werde bezeichnet jeder Vorgang, mittelst dessen der Organismus dasselbe Ziel vollständig oder annähernd nach irgend einer ihm von aussen zugefügten Veränderung erreicht, welches er ohne solche Veränderung oder Störung erreicht haben würde, oder mittelst dessen er ein schon erreicht gewesenes, aber zerstörtes Ziel wieder erreicht. Es ist klar, dass in diesem Sinne alle Regenerationsvorgänge Regulationen sind.

Ich habe nun „primäre Regulationen" alle solchen Störungsausgleiche genannt, welche geschehen mittelst Faktoren, die auch in der ungestörten Ontogonese eine Rolle spielen, „sekundäre Regulationen" dagegen alle diejenigen, welche auf anderen Wegen, das heisst in unserer später zu begründenden Sprechweise, durch Verwendung anderer „Mittel" oder „Ursachen" oder „Effekte", als sie der ungestörten Ontogenese der gerade studierten Species eignen, erzielt werden: die Regenerationen sind also sekundäre Regulationen (24, 26).

Der Grund nun aber, weshalb die primären Regulationen für uns eine so grosse Wichtigkeit besitzen, dass ihre Diskussion an den Anfang

aller Erörterung über entwickelungsphysiologische Probleme gestellt werden muss, liegt darin, dass wir nur solche entwickelungsphysiologische Vorgänge wirklich in ihren Abhängigkeitsverhältnissen studieren können, welche die Eigenschaft haben, primäre Regulationen zu gestatten.

Denn jede wirklich sichere Ermittelung von Abhängigkeitsverhältnissen geschieht durch das Experiment; das Experiment ist die willkürliche bewusste Variierung von Faktoren, von denen eine Abhängigkeit konstatiert werden soll; insofern solche Faktoren Zustände der lebenden Körper selbst sind, wird also eben diesen Körpern eine Veränderung zugefügt. Nach einem an ihm vorgenommenen Experiment ist also ein lebender Körper nie mehr „absolut-normal".

So könnten wir denn also „normale" Gesetzlichkeiten überhaupt nicht ermitteln, da doch blosse Beobachtung prinzipiell nicht zulässt, Gesetzlichkeiten aufzufinden, und da jedes Experiment das „Normale" stört?

Man beachte wohl: ich habe gesagt, nach dem Experiment sei ein Lebenskörper nicht mehr „absolut-normal", das heisst aber nur, dass er eben nicht mehr „ungestört" sei.

Es giebt einen anderen, weiteren und Tieferes besagenden Begriff des Normalen, den ich mit dem Worte „gesetzlich-normal" bezeichnen will, und der besagt, dass die allgemeine Art der Veränderungsabhängigkeit des Geschehens nicht gestört ist. Nur aber diese, also nur „gesetzlich Noimales", wollen wir ja überhaupt studieren.

Die vorstehende Darlegung hat gezeigt, dass wir es nur vermögen, wenn Störungen des „absolut Normalen" noch nicht den „gesetzlich-normalen" Ablauf des Geschehens stören, das heisst aber in unserer Redeweise: wenn das Geschehen einen primär-regulatorischen Charakter in sich trägt.

Weil wir also nur durch das Experiment sichere Gesetzesermittelungen machen können, können wir auch nur dann Gesetzesermittelungen machen, wenn durch primäre Regulierbarkeit der gesetzlich-normale Ablauf des studierten Geschehens garantiert ist.

Zwei Beispiele mögen diese wichtigen Begriffe, von deren klarer Erfassung geradezu die Möglichkeit rationeller Morphologie überhaupt abhängt, anschaulich erläutern: es war zu vermuten, dass die Mesenchymzellen der Echiniden, welche am vegetativen Pol der Blastula in einem Haufen austreten, durch gewisse von bestimmten Orten des Ektoderms ausgehende „anziehende" Wirkungen an ihren definitiven Ort gelangten, das konnte aber nur dadurch bewiesen werden, dass durch das Experiment der absolut-normale ontogenetische Zustand gestört wurde, indem

man durch Schütteln die Mesenchymzellen an alle möglichen Orte des Blastocöls zerstreute; eben diese Störung des absolut Normalen wurde primär-regulatorisch ausgeglichen, indem nämlich die Mesenchymzellen sich doch an die typischen Orte des Ektoderms anlegten; damit war ein „Richtungswandern" dieser Zellen als gesetzlich-normaler Vorgang der Ontogenese konstatiert.

Und anders: es sollte geprüft werden, ob die Blastomeren des Echinidenkeimes indifferente oder spezifizierte Gebilde seien; man störte den absolut-normalen Zustand des Keimes dadurch, dass man mittelst eines Deckglases die zu zweimal vier übereinander gelagerten acht ersten Blastomeren in eine achtzellige Platte zusammendrückte; es entwickelte sich dann primär-regulatorisch doch eine völlig normale Larve, und so war die Indifferenz der Blastomeren als gesetzlich-normales Charakteristikum der Echinidenentwickelung konstatiert worden.

Wir werden des weiteren oft Gelegenheit haben, die Begriffe des „gesetzlich Normalen" und der „primären Regulation" allein oder in Kombination mit anderen Begriffen anzuwenden und so ihre Bedeutung noch näher zu erläutern.

II. Das erste Problem der Entwickelungsphysiologie. Die prospektive Potenz der Blastomeren.

1. Historische Darstellung.

Das seine Entwickelung beginnende Ei wird eben mit diesem Beginne Objekt der Physiologie der Entwickelung. Da Entwickelung das Auftreten von Mannigfaltigkeiten zu einem Ziele hin bedeutet, so ist die erste Frage der Physiologie der Entwickelung die nach dem „Wo" und dem „Wann" des ersten Auftretens solcher Mannigfaltigkeit, d. h. der Differenzierung.

Mit richtigem Takte erkannte es der erste konsequente Bearbeiter unserer Probleme, Wilhelm Roux, dass die Frage nach „Ort und Zeit" der ersten Differenzierungsbestimmungen zu allererst, zumal vor derjenigen nach der Art der Differenzierungsgesetzlichkeit, beantwortet werden müsse.

So stellt sich uns denn, ich möchte sagen: praktisch, die Frage nach dem Wert der Blastomeren als Sonderfrage eigener Art von allem Anfang an entgegen, als Problem, über das wir erst einmal etwas wissen müssen, ehe wir weitere Probleme überhaupt aufstellen, während rein begrifflich betrachtet der als „Furchung" bezeichnete Prozess natürlich

nicht irgend einen Vorrang vor der Teilung irgend einer beliebigen im Lauf der Ontogenese auftretenden Zelle haben würde.

Wir wollen unsere sachlichen Darlegungen denn auch mit der Erörterung des Wertes der Furchungszellen beginnen und in diesem ersten Kapitel mehr praktischen als rein begrifflichen Bedürfnissen Rechnung tragen. Dass wir später hier Gesagtes ab und zu werden wiederholen müssen, wird zwar nicht ausbleiben können, denn manches hier über die Furchung Ermittelte gilt eben viel allgemeiner.

Zunächst sei es mir gestattet, einige Begriffe einzuführen, deren Anwendung die Darlegung alles folgenden wesentlich erleichtern wird.

Ich nenne die Gesamtheit dessen, was aus einem gegebenen Keimteil ontogenetisch werden kann, dessen morphogene prospektive Potenz, kürzer nur seine prospektive Potenz, im besonderen wende ich diesen Ausdruck an auf die Teile, aus denen sich ein Keimteil zusammensetzt, also praktisch meist auf die ihn konstituierenden Zellen: das mögliche Schicksal jeder einen Zelle ist ihre prospektive Potenz; das, was wirklich im Laufe einer gegebenen Ontogenese aus einer Zelle wird, werde ihre prospektive Bedeutung genannt, sie bezeichnet also ihr wirkliches Schicksal.

Ist die prospektive Potenz aller Konstituenten (Zellen) eines betrachteten Keimteils dieselbe, was nur durch das Experiment, wie wir sehen werden, konstatiert werden kann, so rede ich von einem äquipotentiellen System, das Entgegengesetzte bedeutet die Bezeichnung inäquipotentielles System.

Alle hier gekennzeichneten Begriffe gelten natürlich in viel weiterem Sinne als nur für die Furchung, sie sind aber in diesem einleitenden Spezial-Kapitel schon mitgeteilt, weil sie die Verständigung auch in ihm sehr erleichtern.

Wir handeln also jetzt von der prospektiven Potenz der Blastomeren.

Es ist wohl zuerst von mir (4) darauf hingewiesen worden, dass es ein Hauptkennzeichen des als „Furchung" bezeichneten, alle tierische Entwickelung einleitenden Prozesses sei, dass er nur in Zellteilung bestehe, ohne dass jeder einzelnen Zerklüftung ein Wachstum der resultierenden Elemente aufs Mass des Mutterelements folge. Dieser Satz gilt wenigstens für die grosse Mehrzahl der Fälle (für das Ctenophorenei gilt er z. B. nicht), und sein Hauptnutzen ist ein praktischer, nämlich der, dass er uns gestattet anzugeben, wann die Furchung beendet sei: wir nennen sie eben beendet, sobald Wachstumsprozesse der Konstituenten auftreten. Auch hinsichtlich der Stoffwechselgrundlage, welche alle Entwickelungs-

vorgänge haben müssen, dürfte die Scheidung der ersten Entwickelungsvorgänge in solche, die ohne, und solche, die mit Wachstum geschehen, ihre Bedeutung haben, ebenso wie in dieser Hinsicht die von Baer, Goette (2) und Roux (10) herrührende Unterscheidung einer „organbildenden" und einer „funktionellen" Periode der Entwickelung ihre Bedeutung hat.

Wir fragen uns also, wie sich die durch die reine Furchung entstandenen Elemente hinsichtlich ihrer prospektiven Potenz verhalten.

Von Pflüger (24) und Roux (8—10) sind die ersten Studien in dieser Frage, und zwar am Froschei, angestellt worden: Beide Forscher studierten die Beziehung der Richtungen der ersten Furchen zu den Achsen des späteren Embryos und fanden, dass im „absolut-normalen" Falle und bei gesundem Eimaterial die erste Furche der Medianebene entspreche. Das war ein durch reine Beobachtung gewonnenes Resultat deskriptiver Art.

Das Froschei nimmt nach der Befruchtung eine ganz bestimmte Orientierung zur Gravitationsrichtung ein, es ist nämlich nicht symmetrisch zu ihr orientiert, sondern schräg, sodass also die Verbindungslinie der Centren seiner hellen und seiner dunklen Hälfte mit jener Richtung einen Winkel bildet: störten die genannten Forscher jene Normalorientierung des Eies („Zwangslage"), so fanden sie, dass jene Beziehung zwischen erster Furche und Mediane aufgehoben sei, und entsprechende Befunde sind später von Born (2—3) und O. Hertwig (6), auch für andere Formen von Eyclesheimer, Bataillon u. a. gemacht worden.

Sie hätten von Anfang an zu dem Schlusse führen sollen, dass eine „gesetzlich-normale" Abhängigkeit in jenem Verhältnis zwischen erster Furche und Mediane nicht vorliege, und Pflüger schloss denn in der That auf ursprüngliche Gleichwertigkeit aller Teile des Eies, welche durch den „Einfluss der Schwerkraft" alteriert werde, leider ohne in der Zukunft seine anregenden Gedanken wieder aufzunehmen oder auszubauen. Um hier gleich die theoretischen Erörterungen dieses Forschers, die leider so vereinzelt geblieben sind, wo doch gerade die Beteiligung eines so hervorragenden „Physiologen" im engeren Sinne des Wortes für den Ausbau der Entwickelungsphysiologie bedeutungsvoll hätte werden können, zu erledigen, so wurde durch Roux (9) und Born (1) jener vermeintliche „Einfluss der Schwerkraft" als kein direkter, unmittelbarer, rätselhafter, sondern lediglich als Folge des Aufbaues des Froscheies aus Substanzen verschiedenen spezifischen Gewichtes dargethan, und ihm damit wie auch durch Untersuchungen O. Hertwigs (1, 2) eine eigentliche tiefere Bedeutung entzogen. Im übrigen aber sind Pflügers Ansichten von der

ersten Entwickelung, freilich, was nicht zu verwundern, in noch wenig analysierter und hinsichtlich der grossen Inanspruchnahme äusserer Faktoren offenbar unrichtiger Form, im grossen und ganzen die richtige Vorahnung dessen, was jetzt als relativ gesicherter Besitz gelten kann.

Roux war es, der allein, durch Jahre hindurch leider ganz allein, aber darum doch unbeirrt sein klares und hohes Ziel verfolgte und theoretisch wie beobachtend weiter arbeitete, in ersterer Beziehung, wie wir denken, freilich von Anfang an auf ganz falsche Bahnen geratend, was denn die bekannten endlosen Diskussionen, Konfusionen, Missverständnisse, Berichtigungen etc. etc. im Gebiete der Entwickelungsphysiologie nach sich gezogen hat.

In der Art des Rouxschen Theoretisierens liegt es nämlich begründet, dass wir hier schon, gleich am Anfang unserer Darstellung eine Hypothese mitteilen müssen, die uns im folgenden unablässig verfolgen wird und die, wie ich denke, die unvoreingenommene Erforschung der Entwickelungsphänomene von allem Anfang an getrübt hat und noch trübt: die Hypothese von der qualitativ-ungleichen Kernteilung.

Aus den oben geschilderten Befunden hinsichtlich der Beziehung der ersten Furche zur Mediane beim Froschei schloss Roux nämlich nicht, dass hier eine „gesetzlich-normale" direkte Beziehung eben nicht vorläge, sondern er schloss, dass es sich in den Experimentalfällen, wo eine solche feste Beziehung nicht nachweisbar war, um „Anachronismen" der Furchung, also um anormales Geschehen handele.

Aus allgemeinen Erwägungen war Roux dazu gelangt, den Prozess der indirekten Kernteilung nicht nur für „qualitative Halbierung" der Kernsubstanz als sehr geeignet zu erachten, sondern ihm auch die Sonderung der Anlagesubstanz, welche er sich in ihr enthalten dachte, zuzuschreiben; so sollte z. B. im Kern jeder der ersten vier Blastomeren je das Anlagematerial für ein Viertel des Embryonalkörpers enthalten und eben durch die „qualitativ-ungleiche Kernteilung" in ihn hineingelangt sein.

Aus dem „für geeignet Halten" der Kernteilung für diesen Zweck wurde bald die Überzeugung, dass in der That die Karyokinese der Furchung das Geforderte leiste und so finden wir schon im dritten Beitrag zur Entwickelungsmechanik (10) den Satz ausgesprochen: „Das Wesen der Furchung besteht . . . darin, dass sie das Kernmaterial qualitativ scheidet und es zugleich in einer Weise ordnet, welche die Lage der späteren differenzierten Organe des Embryo im voraus bestimmt. Diese qualitative Scheidung und bestimmte Lagerung betrifft vorzugsweise das Kernmaterial und wird durch die indirekte Kernteilung vermittelt."

Dass das kein bewiesener Satz war, ist wohl klar; thatsächlich war mit den angestellten Versuchen hinsichtlich der Kernteilung gar nichts bewiesen, sondern war nur gezeigt, dass die erste Furche zur Medianebene keine feste Beziehung zu haben brauche. Die Frage lag nahe, warum sie denn im „absolut-normalen" diese Beziehung habe und Roux beantwortete denn nun auch diese Frage, aber stets in Verquickung mit seiner Theorie von der qualitativ-ungleichen Kernteilung.

Wir erwähnten schon, dass bei absolut-normaler Lage das Froschei in Bezug auf die Gravitationsrichtung nicht symmetrisch, sondern bilateral orientiert sei, Roux hat es sehr wahrscheinlich machen können, dass diese Bilateralität ihm durch die Befruchtungsrichtung induziert sei (11). Der naheliegende Schluss wäre unseres Erachtens der gewesen, dass in den Fällen von „Zwangslage" dem Ei eine stärkere Art von Bilateralität induziert werde, als durch die Befruchtung, dass aber von seiner Bilateralität überhaupt die spätere Mediane abhinge, während die Richtung der ersten Furche von einem anderen Faktor abhängig sei und zu der Bilateralität nur scheinbar dann in Beziehung stünde, wenn jener andere Faktor der Richtung nach mit ihr zusammenfiele, was im „absolut-normalen" Falle realisiert sei.

Roux aber schloss nun auch zwar auf eine Abhängigkeit der Mediane von der durch die Befruchtung oder sonst einen Faktor gesetzten Bilateralität, aber in dem geradezu als dogmatisch zu bezeichnenden Sinne, dass als wesentlicher Vorgang allem Furchungsgeschehen jene qualitativ-ungleiche Kernteilung zu Grunde läge und dass, wenn Mediane und erste Furche nicht zusammenfielen, die Kernteilungen einen nicht „normalen", in ihrer Qualität durch das Plasma des Eies bestimmten Wert hätten.

Man sieht, einen Einfluss der plasmatischen Bilateralität des Eies auf die Richtung der späteren Mediane versucht Roux nicht zu bestreiten, aber er gelangt auf grossen Umwegen zu seiner Annahme, durch unnötige, absolut unbeweisbare Hülfsannahmen hindurch, alle ausgehend von dem Satze, dass es überhaupt jene qualitativ-ungleiche Kernteilung als Grundlage aller Entwickelung gäbe.

Durch seine bekannten Anstichversuche (12) glaubte Roux seine Ansicht vollbewiesen: er tötete eine der beiden ersten Blastomeren des Froscheies, welche aber, der überlebenden fest angefügt, erhalten blieb, und aus der überlebenden ward ein halber Frosch.

Unabhängig von einander traten 1891 K. Fiedler und ich (5) in den Kreis der Forscher auf dem Gebiet der „Entwickelungsmechanik" ein; beide konstatierten wir, dass eine der zwei ersten Blastomeren des Seeigel-

eies nach Abtöten der anderen sich wie ein halber Keim furche, jede Zellenkategorie in halber Zahl liefere; Fiedler vermochte weiteres nicht festzustellen — leider setzte bald darauf der Tod seinen Bestrebungen überhaupt ein Ziel —, mir aber gelang es festzustellen, dass das vorhandene Blastomerenmaterial, wie es da war, ohne Sprossungen regenerativer Art, sich zu einer kleinen Blastula zusammenschloss, welche eine typische Gastrula und einen Pluteus lieferte: alles von halber Grösse. Im Grunde genommen hatte schon der — leider ebenfalls bald darauf verstorbene — Chabry (1) dasselbe in einer sehr wenig bekannt gewordenen und Fiedler und mir bei Anstellung unserer Versuche unbekannt gewesenen Arbeit für das Ascidienei konstatiert, freilich in seltsamer Form der Darstellung und seine ganzen, kleinen Larven immer als „demi-individus" bezeichnend.

Ich schloss aus meinen Befunden kurz, dass Roux's Lehre von der qualitativ-ungleichen Kernteilung und ebenso das „Prinzip der organbildenden Keimbezirke" von His, wenn es mehr als eine deskriptive (und dann selbstverständliche) Aussage für die „absolut-normale" Ontogenese sein solle, aufzugeben sei.

Wie stellte sich nun Roux zu meinen Befunden und zu meinen Aussagen? Um das zu verstehen, müssen wir einen bisher nicht zur Sprache gebrachten Punkt der Rouxschen Ausführungen kurz erörtern. Roux meinte beim Froschei konstatiert zu haben, dass, wenn sich, nach Abtötung einer Blastomere, aus der anderen ein halber Frosch entwickelt habe, sich von der freien an die tote Blastomere grenzenden Fläche desselben aus die fehlende Embryonalhälfte „postgeneriere". Durch seltsame Vorgänge der Zellwanderung, Wiederbelebung, Organisation etc. sollte das Material jener einen toten Blastomere den halben Frosch zu einem ganzen zu ergänzen vermögen.

Ich habe es oft betont und sage es hier, obwohl dieser Punkt, als „sekundäre Regulationen" behandelnd, nicht zu unserem Thema gehört, wieder, dass ich die „Postgeneration" weder durch die Untersuchungen von Roux noch durch die von Endres für das Froschei, und ebensowenig durch die Behauptungen von Chun für das Ctenophorenei für bewiesen erachte.

Was das Froschei angeht, so haben weder Roux noch Endres beweisen können, dass jene „tote" Blastomere wirklich „tot" und nicht etwa nur in Kern und Plasma derangiert war und sich nur verspätet und etwas abnorm entwickelte; hat doch Morgan (7), dessen halbe Froschembryonen ich selbst durch Tage hindurch gesehen habe, nie „Postgeneration" beobachtet, und O. Hertwig (6) ebensowenig; und was das Ctenophorenei anlangt, so haben Fischel (4) sowohl, wie vor zwei Jahren ich selbst halbe

Ctenophorenlarven bis zu 14 Tagen aufgezogen, ohne eine Spur von organischer Veränderung an ihnen zu beobachten; Chun hatte eben alles nicht unmittelbar beobachtet, sondern aus gefischten, an beiden Seiten ungleichmässig entwickelten Larven erschlossen[1]); solche symmetrisch entwickelten Larven können aber allen möglichen Umständen ihr Dasein verdanken.

Doch sollte uns dieser Exkurs nur dazu dienen, die Leser vor der Annahme einer, wenn sie wahr wäre, sehr wichtigen Sache beiläufig zu warnen, und wir haben den Begriff der „Postgeneration“ nur herangezogen, um von ihm aus Roux's Stellungnahme zu meinen Versuchsresultaten zu verstehen.

Auf dem Boden seiner Theorie von der „qualitativ-ungleichen Kernteilung“ als Basis der Ontogenese glaubt nämlich Roux die Postgeneration durch Annahme von Nebenidioplasma, das neben dem qualitativ-halbierten in jedem Kern für Regulationszwecke vorhanden sei, erklären zu können, und diese den Weismannschen Anschauungen ähnliche Hypothese wird nun auch auf mein Versuchsresultat angewendet (15—17): Bis zum Ablauf der bekanntlich „halb“ verlaufenden Furchung sei die Entwickelung hier normal, dann aber trete „Reserveplasson“ in Aktion; dieses soll zuerst den Schluss der „Semimorula“ zur Ganzblastula veranstalten (welchen Vorgang ich auf Rechnung der auch bei der normalen Blastulation der Seeigel anzunehmenden Oberflächenänderungen setzte und als kapillares Gleiten ansah), und dann in jeder einzelnen Zelle das veränderte Schicksal bestimmen.

Sehen wir von dem durchaus hypothetischen Charakter dieses ganzen Annahmekomplexes einmal völlig ab, so wird ihm in seiner Anwendung auf mein Versuchsresultat namentlich ein Unterschied bedenklich, den mein Ergebnis von der angeblichen „Postgeneration“ des Froscheies zeigt: bei letzterer müssten die Zellen der freien Grenzfläche gegen die „tote“ Blastomere hin eine Mehrleistung leisten können, als Ganzes betrachtet müssten sie also mit der (latenten) Potenz, diese Mehrleistung, nämlich die Totalität des Fehlenden, in diesem Fall einer Embryonalhälfte, ausführen zu können behaftet, in Roux's Sprache also mit „Idioplasson“ für diese Mehrleistung versehen sein. Wenn sich aber aus einer isolierten Blasto-

---

[1]) Fischel glaubt diese von mir schon 1896 gethane Behauptung beanstanden zu können. Chun sagt aber selbst wörtlich: „Züchtungsversuche mit Halblarven müssen den definitiven Entscheid liefern, ob ich im Rechte bin, wenn ich annehme, dass . . . eine Ergänzung . . . eingeleitet wird“ (pag. 106) und vorher steht zu lesen (pag. 105), dass er bei Durchmusterung seines „ziemlich reichhaltigen konservierten Materiales auf Stadien gestossen“ sei, „welche in geradezu sinnfälliger Weise darauf hindeuten, dass . . . regeneriert wird“. — Man sieht es, Chun selbst erachtet den Beweis für seine Behauptung noch nicht als geliefert.



mere des Echinideneies eine ganze verkleinerte Larve bildet, so leistet sie nicht „mehr“ als sonst, sondern anderes: jede einzelne der Zellen ihrer Furchungsderivate leistet anderes, als sie sonst geleistet haben würde. Welche Art von „Reserve Idioplasson“ müsste jeder Zelle hier zugesprochen werden? Man sieht es: so wie bei der sogenannten „Postgeneration“ kann man sich hier jedenfalls nicht aushelfen, es liegt eben keine „Postgeneration“, sondern eine andere Verwendung desselben, unvermehrten Materials vor.

Wie aber gestaltet sich erst die Hypothese des Reserveidioplasson und mit ihr die Theorie von der qualitativ ungleichen Kernteilung überhaupt angesichts der Thatsachen meiner unten zu erwähnenden „Druckversuche“ und des Vermögens jedes beliebigen Blastulabruchteils, eine kleine ganze Larve zu bilden, welche Thatsachen für das Echinodermenei erwiesen sind: da müsste man jeder Furchungszelle „Reserveidioplasson“ für jeden unter praktisch fast als „unendlich viele“ zu bezeichnenden Fällen mit auf den Weg geben. Dann aber würde die in Rede stehende Theorie wahrlich zu dem werden, als das ich sie bezeichnet habe, zu einer Photographie des Problems.

Wir beschliessen diesen historischen Abschnitt über die Behandlung des Problems der Potenz der Blastomeren und wenden uns seiner systematischen Behandlung zu. Unser historischer Abschnitt ist ganz vorwiegend der Absicht entsprungen, die grosse prinzipielle Bedeutung des planmässigen Vorgehens der Arbeit Wilhelm Roux's, in das rechte Licht zu setzen, eine Bedeutung, die dieser Arbeit unangetastet verbleibt, mag man auch ihre angeblichen Resultate, wie wir es thun, fast durchgehend für verkehrt halten.

2. Systematische Darstellung.

Für das Ei der Echiniden ist hinsichtlich seiner Furchung bewiesen:

dass beliebig aus dem Furchungsverlauf entnommene oder in ihm verlagerte Furchungszellen sich so weiter furchen, wie sie es im absolut normalen Falle gethan hätten (Driesch [5, 8, 25]), dass die Furchung ihrem äusseren Habitus nach also, in der Sprechweise Roux's „Mosaikarbeit“ ist;

dass beliebige Bruchstücke des ungefurchten Eies, seien sie vor oder nach der Befruchtung durch Schütteln erhalten, sich meist furchen in Bruchstücken des Furchungsbildes, also etwa wie eine isolierte Blastomere des zwei- oder vierzelligen Stadiums, oder auch wie die vier animalen Blasto-

meren des achtzelligen Stadium, dass sie sich aber bisweilen auch nicht in Bruchstücken des Furchungsbildes sondern verkleinert-ganz furchen, und zwar in ca. 30 % der Fälle dann, wenn die Schütteloperation vorgenommen ward unmittelbar nach der Befruchtung, in welchem Zustande das Protoplasma des Eies, wie schon Morgan (6) fand, ganz wesentlich weichflüssiger ist als vorher und nachher (Driesch [25, 32] Anhang);

dass bastardierte Eier sich furchen im Typus des Weibchens in Hinsicht der Geschwindigkeit und in Hinsicht des plasmatischen Habitus der Elemente (Driesch [32]);

dass der Ort der Mikromerenbildung schon im zweizelligen Stadium sichtbarlich präformiert ist (Morgan [2]).

Man ist befugt, aus diesen Resultaten zu schliessen auf:

eine Abhängigkeit des Furchungstypus von irgendeiner Beschaffenheit des Eiprotoplasmas, die den Charakter einer Organisation besitzt, sowie auf

eine Regulierbarkeit eben dieser Organisation zum verkleinerten Ganzen nach Störungen, welche besonders leicht bei weichflüssigem Charakter des Eiprotoplasmas sich einstellt. —

Hinsichtlich der Verteilung der prospektiven Potenzen auf die einzelnen Blastomeren ist für dasselbe Objekt bewiesen:

dass jede beliebige nicht „zu kleine" Menge von Eimaterial mit Kern oder von Furchungszellen (auch von Blastulazellen) eine ganze proportional-verkleinerte Larve liefert (Driesch [5, 8, 14, 21);

dass eine völlig normal gestaltete Larve resultiert, wenn durch Druckwirkung die Kerne der Furchung innerhalb des Protoplasmaganzen verlagert sind (Driesch [9, 16]);

dass gleiches resultiert, wenn der Typus der Furchung durch Wärmezufuhr oder Änderung der Salinität des Wassers wesentlich verändert ist (Driesch [9, 13]);

desgleichen, wenn, durch Schüttel- oder Druckwirkung, Kerne und Plasma eines beliebigen Furchungsstadiums beliebig in Bezug auf einander verlagert waren (Driesch [25, 34]);

dass durch Einwirkung eines Lithiumsalzes auf die Eier sowohl die Entodermbildung wie die Wimperschnur- und die Armbildung an wesentlich andere Stellen als bei der normalen Entwickelung verlegt werden kann Herbst [1, 3]):

Man darf daraus schliessen:

dass der abgefurchte Echinidenkeim ein äquipotentielles System ist, in welchem jedes Element jedes Erforderliche leisten kann,

und zwar sowohl in Bezug auf Kerne wie auf Plasmateile ein äquipotentielles System.

Daraus, dass die Furchung des Echinideneies „Mosaikarbeit" ist, der abgefurchte Echinidenkeim aber ein „äquipotentielles System" darstellt, folgt weiter der wichtige Satz:

Furchungsmosaik braucht kein Mosaik der Potenzen zu bedeuten. —

Licht, Schwerkraft und der elektrische Strom haben keinen nachweislichen Einfluss auf die Örtlichkeit der am Echinidenkeime auftretenden Differenzierungen: diese Örtlichkeit wird also aus ihm selber bestimmt.

Nun waren wir schon aus dem Studium der Furchung dahin gelangt, dem Eiplasma eine Art Organisation zuzusprechen: diese Organisation des Eiplasmas machen wir also für die Ortsbestimmung der ersten Differenzierungen verantwortlich, zumal nicht irgend ein Grund vorliegt, in den Kernen des Echinidenkeims irgend eine Verschiedenheit anzunehmen: man sieht eine solche nicht, und es ist beliebige Verlagerung der Kerne möglich.

Diese Organisation und die Abhängigkeit der Differenzierung von ihr muss da sein, denn ein völlig homogenes System könnte sich nicht aus sich selbst typisch-ungleich verändern.

Diese Organisation aber muss auch einfach, darf nicht kompliziert sein, weil sich sonst der normale Entwickelungsverlauf nach Materialentnahme oder Materialverlagerung nicht begreifen liesse.

Diese Organisation muss ferner nach Störungen in irgend einem Moment vor Beginn der eigentlichen Differenzierungsentwickelung zum Ganzen reguliert werden können, mag das auch nicht immer, wie bei jenen sich ganz-furchenden Eibruchstücken, vor dem Furchungsbeginn, sondern etwa erst nach geschehener Furchung geschehen. Irgendwann muss es geschehen, denn, wenn anders die Differenzierung von der Eiplasmaorganisation abhängig ist — und das anzunehmen können wir nicht umhin —, so kann eine verkleinerte Ganz-Differenzierung nicht von einer Bruchstück-Organisation abhängig sein.

In deutlichster Weise bewiesen wird ferner die Abhängigkeit der Differenzierung von der Eiplasmaorganisation durch Versuche am Ctenophorenei: Chun fand hier, dass isolierte erste Blastomeren sich zu Halblarven entwickeln; Morgan und ich bestätigten das im ganzen, fanden zwar, dass die Ausbildung des Entoderms mehr als „halb" sei[1]); wir fanden

[1]) Fischel (4) will das nicht gelten lassen; es sei vom Entoderm keine „Mehrleistung" geliefert worden. Ganz recht, keine „Mehrleistung" der Masse nach, wohl aber

aber ferner, dass eine Bruchstückentwickelung auch dann auftrat, wenn dem ungefurchten Ei Plasma entnommen ward: das spricht ganz direkt für eine Abhängigkeit der Differenzierung vom Eiplasmabau und gegen eine solche von Kerndifferenzierung, denn das volle Kernmaterial war ja in den letzt erwähnten Versuchen vorhanden gewesen.

Dem Ctenophorenei fehlt, soviel wir wissen, die Regulierbarkeit des Eiplasmas zum Ganzen[1]); ich habe isolierte erste Ctenophorenblastomeren allen möglichen mechanischen, thermischen und osmotischen Einwirkungen ausgesetzt ohne Resultate in diesem Sinne.

Eine wichtige Mittelstellung nimmt das Froschei ein: Roux's Versuch ist geschildert; Hertwig (6) bewies durch Druckversuche die Äquivalenz der Furchungskerne, er erzielte ferner aus überlebenden Blastomeren nicht halbe, sondern kleine ganze Embryonen, gleiches gelang O. Schultze (2) nach Umdrehung der intakten Eier auf dem zweizelligen Stadium; er erhielt Zwillinge, wie auch Herlitzka (12) am Tritonei nach Durchschnürung. Den wichtigsten Versuch aber führte am Froschei Morgan (7) aus: er zeigte, dass die überlebende Blastomere sich nach Tötung ihres Partners halb entwickelt, wenn sie in normaler Lage bleibt, ganz aber, wenn man nach dem Anstich das Versuchsobjekt umdreht, sodass die ungleich schweren Protoplasmamassen sich umordnen.

Hierdurch wird für das Froschei bewiesen die Abhängigkeit seiner Differenzierung vom Eiplasma: auch in Roux's Versuch entwickelte sich nur wegen des Erhaltenbleibens der Halborganisation des Plasmas ein halber Frosch; es wird aber auch bewiesen die fakultative Regulierbarkeit seines Eiplasmas zum Ganzen im Gegensatz zur obligatorischen Regulierbarkeit des Echinideneies: das Froschei reguliert sich nur bei Erfülltsein gewisser Bedingungen.

Diese Ermittelung wird uns für das Verständnis scheinbar abweichender Verhältnisse von grossem Werte sein.

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, dass im wesentlichen ähnliche Ergebnisse wie am Echinidenei gewonnen wurden am Ei des Amphioxus (Wilson [2]), der Ascidien (Chabry [1], Driesch [20], Crampton [2]), der Teleostier (Morgan [3]), der Medusen (Zoja [1]).

---

der Organisation, der Ordnung nach. Auch die kleinen Ganzlarven der Echiniden stellen nur der Organisation, nicht der Masse nach eine Mehrleistung der betreffenden Blastomere dar, wie später, wo wir über die Zahlenverhältnisse der Zellen in embryonalen Organen handeln, klar werden wird (pag. 831). In allen hier erörterten Fällen handelt es sich um „Anders“leistungen; darin liegt das Wesentliche, das die Äquipotentialität der Elemente Beweisende.

[1]) Näheres über die Furchung des Ctenophoreneies siehe bei Ziegler (5) und Rhumbler (3).



Ein sehr wichtiges Resultat wurde erzielt von Crampton (1), dem es gelang, beim Ei von Ilyanassa, einer Schnecke, den Dottersack, d. h. also einen kernlosen spezifischen Plasmateil zu entfernen: der Embryo erhielt darauf kein Mesenchym. Hier erfolgte also typischer Organisationsausfall auf typische Plasmaentnahme, auf enge Beziehungen des einen Typischen zum anderen dürfen wir da schliessen, und ähnlich liegen wohl die Verhältnisse, wenn sonst irgendwie, wie bei Anneliden (Wilson [1]) und Myzostoma (Driesch [25]), typische Stoffarten, für bestimmte Zellen bestimmt, im Ei eingeschlossen enthalten sind.

In solchen Fällen werden wir mit Recht von einem Mosaik der Potenzen reden können; der abgefurchte Keim ist hier kein äquipotentielles System, wenigstens nicht insofern, als mit bestimmten typischen Stoffen, als Mitteln zu typischer Organbildung, versehene Zellen sich in ihm finden.

Aber auf die Existenz solcher inäquipotentieller Systeme darf, angesichts des so sehr verbreiteten Vorkommens äquipotentieller, nur dann geschlossen werden, wenn ein wirklicher Beweis dafür vorliegt.

Wann aber liegt ein solcher Beweis vor? Ich denke, nicht einmal immer dann, wenn das Experiment es scheinbar zu lehren scheint; das Experiment bedarf der Deutung. Denken wir an das Froschei mit seiner fakultativen Regulierbarkeit: hier kann wohl ein halber Frosch aus einer Blastomere entstehen, aber er braucht es nicht; was lernen wir daraus?

Wir werden, denke ich, dadurch gewarnt in anderen Fällen, wo sich Halb- und Viertelbildungen aus isolierten Blastomeren entwickelten, ohne weiteres auf eine gesetzlich-normale wahre Spezifikation von Furchungszellen, auf eine Fixierung ihrer prospektiven Potenz zu einer festen prospektiven Bedeutung zu schliessen.

Aus der Ctenophorenblastomere bildet sich eine annähernd halbe Ctenophore, aus der Ilyanassablastomore nach Crampton ein halber resp. viertel Schneckenembryo.

Könnte es da nicht in Analogie mit den Befunden am Froschei der Fall sein, dass sich diese Bruchstückformen nur deshalb bildeten, weil dem Eiplasma eine Regulierbarkeit zum Ganzen mangelt, oder aber weil eine solche zur Zeit noch unbekannt ist, wie ja auch die Regulierbarkeit des Froscheiprotoplasmas lange Zeit unbekannt war? Dann brauchten wir aus den Versuchsergebnissen nicht auf eine fixe prospektive Bedeutung in allen Fällen zu schliessen, und weiter nicht auf eine komplizierte Organisation des Eiplasmas jener Formen, welche die erörterten Versuchsergebnisse lieferten.

Dass aber gar blosse Beobachtung typisch geregelten Furchungsverlaufes mit typischem Schicksal jeder Zelle hier gar nichts lehren kann, ist schon oft betont worden: die an sich wertvollen Arbeiten von Hallez (1), Wilson (1), Conklin (1), Lillie (1), Castle, Kofoid, zur Strassen (1), Eisig, Ziegler (2) u. s. w. lehren nur über die prospektive Bedeutung im absolut-normalen Falle etwas, gar nichts weiter.

Höchstens möchten sie bei Zellen mit typischem Plasmacharakter gestatten, in Analogie mit weiter oben erwähnten Versuchen Cramptons, eine hypothetische Aussage hinsichtlich der absoluten Spezifikation solcher Zellen zu machen (Anneliden, Myzostoma); im übrigen aber wissen wir bei Echiniden und Ascidien geradezu, dass ihre Furchung im absolut-Normalen sehr typisch und noch dazu als „Furchungsmosaik" verläuft, und dass ihre Blastomeren doch äpuipotentiell sind.

Wer sagt uns, dass nicht ganz dasselbe etwa am Ei der Ascaris der Fall sein möchte? Wenigstens in Hinsicht seiner „somatischen" Zellen (pag. 735 f.). Ja, bei Echiniden sind gewisse Zellen, die Mikromeren (Morgan [2]), sogar plasmatisch deutlich präformiert und ausgezeichnet und dennoch stört ihre Entfernung den gesetzlich-normalen Entwickelungsverlauf nicht.

Dass sich unter identischen Bedingungen der ontogenetische Verlauf auch identisch abspielt, dürfte denn doch nicht etwas so sehr rätselhaftes, sondern etwas recht selbstverständliches sein, und ist von O. Hertwig (4) einmal treffend ausgedrückt worden mit den Worten: „Infolge der Kontinuität der Entwickelung muss ja natürlicherweise jede ältere Zellengruppe sich auf eine vorausgegangene jüngere Gruppe, und so schliesslich bestimmte Körperteile auf bestimmte Furchungszellen zurückführen lassen?"

Wo aber im Ei nicht wirklich sichtbare spezifische, zur Bildung besonderer Organe in nachweislicher Beziehung stehende Stoffe vorhanden sind, glauben wir nicht, ihrem Plasma eine komplizierte Plasmaorganisation zuschreiben zu müssen oder zu dürfen. —

Was nun die Organisation des Eiplasmas des Näheren anbelangt, so lassen sich naturgemäss nicht viele positive Aussagen über sie machen: die wichtigste und sicherste scheint mir die zu sein, dass wir Stufen der Eiorganisation unterscheiden können.

Eier wie das von Ilyanassa und von den Anneliden, versehen mit typischen organbildenden Stoffen und wohl dazu noch mit Nahrungsdotter als energetischem und stofflichem Reservematerial, scheinen die höchste Stufe darzustellen, wobei die Bemerkung nicht überflüssig sein dürfte, dass zukünftige Forschung streng auf den Unterschied der beiden hier hervorgehobenen Begriffe zu achten und nicht schlecht-

hin jeden irgendwie ausgezeichneten im Ei vorhandenen Stoff als „Dotter“ oder „Deutoplasma“ oder eben als „Nährdotter“ zu bezeichnen haben wird.

Eine zweite Stufe bezeichnen Eier, wie das Froschei, denen keine „organbildenden“, wohl aber Reserve-Stoffe zukommen.

Falls die verschiedenen Stoffarten durch Differenz des spezifischen Gewichts oder wegen Nichtmischbarkeit (Myzostoma?) oder aus irgendwelchen anderen Gründen vom eigentlichen „Protoplasma“ scharf getrennt sind, vermögen sie dem Ganzen des Eiplasmas eine deutliche, in geringem Masse komplizierte, Organisation aufzudrücken und es ersterenfalls, wenn die Differenz der spezifischen Gewichte gross genug zur Überwindung der Reibungswiderstände ist, typisch zur Gravitationsrichtung zu orientieren, was z. B. beim Ei der Amphibien, aber, wie ich mich überzeugte, nicht bei dem von Myzostoma und, nach Whitman und Eyclesheimer, nicht bei dem von Amia der Fall ist. Auch können solche Umstände dem Ei eine typische, von der Kugelform abweichende Gesamtform verleihen, und zwar ohne Vermittelung unelastischer Hüllen, nur durch Schaffung „anomogener Oberflächen“ (s. u. pag. 758), ein Verhältnis, das sich wohl beim Ei von Asplanchna (Jennings) realisiert findet.

Die niederste Stufe der Eiorganisation repräsentieren jene Eiarten, deren Furchung uneingeschränkt äquipotentielle Systeme liefert: hierher gehören die Echiniden, Amphioxus, Medusen etc.

Was für eine Art von Organisation wir diesen niederst organisierten Eiern zuschreiben müssen, das bleibt nun zum Schluss diesen über den Eibau handelnden Betrachtungen noch zu erwägen übrig.

Sehr einfach muss die Organisation des Plasmas wegen des äquipotentiellen Charakters der abgefurchten Keime sein: eine komplizierte Organisation, deren Teile man beliebig durcheinanderwürfeln oder vermindern kann, und die doch immer das Ganze wiederherstellt, ist undenkbar.

Es muss aber — und das kann gar nicht genug betont werden — eine Organisation des Plasmas in den jetzt erörterten Eiarten überhaupt vorhanden sein. Spricht doch schon der typische Furchungsverlauf für sie und, was noch wichtiger ist, unser kausales Bedürfnis fordert sie geradezu. Selbst wenn wir den ontogenetischen Ablauf mit vitalistischen Mitteln geschehen lassen, muss eine Anfangsorientierung dasein, wenn überhaupt Orientierung geschieht.

So können wir denn dem Eiplasma wohl eine durchgängige polarbilaterale Orientierung seiner Teilchen zuschreiben, die in jedem Abschnitt desselben gleichermassen vorhanden ist und bei Störungen durch Umlage-

rung oder Entnahme[1]) sich durch in ihr selbst gelegene Faktoren wieder herstellt. Diese Wiederherstellung des Ganzen nach Störungen, zumal nach Materialentnahme, wäre in allen Experimentalfällen die einzige auftretende „sekundäre Regulation", denn sie allein braucht in der normalen Ontogenese nicht zu geschehen, alles folgende Geschehen in Experimentalfällen ist, eben weil der Keim ein äquipotentielles System ist, gesetzlich-normales, primär-regulatorisches Geschehen; doch könnten wir vielleicht gar sagen, dass im Experimentalfall dieselben Faktoren das Ganze wieder. herstellen, welche es im absolut-normalen Fall erhalten: dann hätten wir mit gar keinen sekundären Regulationen zu thun.

Worin jene Orientierung der Teilchen besteht, was sie erhält und wiederherstellt, das wissen wir alles nicht: im Bilde möge man an kleinste elektrische oder magnetische Partikel denken, sie würden das geforderte leisten, kommen aber natürlich nicht in Betracht, schon allein deswegen nicht, weil der elektrische Strom richtende Wirkungen auf die Keimesdifferenzierung nicht ausübt (Roux [13], Windle, Rossi u. a.); eine Untersuchung verschiedener Arten von Eiplasma mit polarisiertem Licht ergab mir kein irgendwie erwähnenswertes Resultat — optische Achsen besitzt es nicht.

Ist die Organisation des Eiprotoplasmas so einfach und so geartet, wie wir sie uns denken, dann vermögen wir alles etwa für das Echinodermenei durch Versuche konstatierte, dann vermöchten wir sogar noch mehr zu verstehen, nämlich den Fall, den ich mich Jahre hindurch mit allen möglichen Mitteln vergeblich herzustellen bemühte: aus mehreren Eiern einen Organismus zu züchten. An regulatorischen Vorgängen würde hier nichts wesentlich anderes vom Eiplasma gefordert sein als bei den Verlagerungsversuchen auch.

Woran der Misserfolg liegt[2]), weiss ich nicht; ob die von Hammar einmal erwähnte, jedem an Echinideneiern Experimentierenden bekannte

[1]) Auch Änderungen der geometrischen Konfiguration des Keimes, im Sinne von mit Quellungsmitteln erzeugten Einschnürungen, können, wenn letztere weit genug eindringen, nach Loeb (6, 9, 10) Mehrfachbildung, also in unserem Sinne Umordnung der Elementarorganisation veranlassen. Dass hier die geometrische Form des Keimes allein zur Erklärung nicht ausreicht, giebt Loeb (20) selbst zu. Der von ihm gesuchte zweite Faktor dürfte aber, entgegen seinen Vermutungen, eben in den von mir postulierten Umordnungsvorgängen zu erblicken sein. Treten sie ein, so resultieren mehrere Larven, wo nicht eine verzerrte, die freilich später formal ausgeglichen wird (Driesch [26]).

[2]) Diejenige Versuchsanordnung, von der ich mir am meisten Erfolg versprach, sei kurz erwähnt: Schüttelt man Echinideneier gleich nach der Befruchtung ziemlich stark, so haften sie „epithelial" in Klumpen aneinander; ich brachte solche Klumpen nun in reinen Wasserstoff, in der Erwartung, die trennenden Zelloberflächen möchten sich lösen, was anzunehmen nach einem Befunde Loebs (13) nicht sinnlos war. Der oft wiederholte Versuch verlief durchaus resultatlos.



feinste Umhüllungsschicht der Keimstadien eine Rolle dabei spielt, wer vermag es zu sagen; im übrigen glaube ich nicht, dass man, wie Hammar will, diese Umhüllungsschicht in irgend einer Weise dafür verantwortlich machen kann, dass bei den einen Formen Ganzlarven, bei den anderen Bruchstücklaren aus isolierten Blastomeren hervorgehen, mag auch sonst jene Schicht eine wichtige ontogenetische Funktion haben.

An anderem Material ist das von mir gewünschte Ziel inzwischen wenigstens annähernd erreicht worden. Anknüpfend an gelegentliche Beobachtungen von Zoja (2) und Sala, studierte zur Strassen (24) die Entwickelung der bei Ascaris megalocephala aus unbekannten Gründen, jedenfalls unabhängig von der Temperatur (gegen Sala), auftretenden Rieseneier, welche höchstwahrscheinlich, man kann wohl sagen sicher[1]), aus verschmolzenen Einzeleiern hervorgingen: sie furchten und entwickelten sich wie Normaleier.

Auf Grund unserer Gesichtspunkte, denke ich, können wir das wohl verstehen: auch dem Ei der Ascaris hätten wir also nur ein einfaches Gerichtetsein als plasmatische Eiorganisation zuzuschreiben, eben weil es regulierbar ist; woraus denn zu folgern wäre, dass gerade hier wohl noch andere Versuche hinsichtlich der Potenzverteilung auf die Blastomeren (technisch leider sehr erschwert) ausführbar sein möchten, und dass gerade hier der Schluss von „Furchungsmosaik" auf „Mosaik der Potenzen" ohne experimentelle Prüfung weniger als je am Platze sei.

Nicht unerwähnt bleibe endlich, dass eine solche einfache Richtungsorganisation, höchstens kompliziert durch Stoffeinlagerungen, auch dem durch so vieles geforderten flüssigen Aggregatzustand des Protoplasmas am besten entspricht, für den noch neuerdings Rhumbler (2) mit sehr guten Gründen eintrat. —

Was endlich sollen wir über die Kerne der Furchungsstadien sagen? In fast allen Fällen verhalten sie sich optisch und chemisch gleich, sowohl was die Kerne verschiedener Zellen im Vergleich zu einander, als auch was die Teile eines und desselben Kernes einer beliebigen Blastomere, verglichen unter sich, anlangt. Beides spricht mindestens nicht für eine Kernspezifikation, direkt gegen sie spricht die mögliche Verlagerung der Kerne ohne Störung der Entwickelung.

Von Boveri (2) ist zuerst die von anderen bestätigte Entdeckung gemacht, dass bei Ascaris von sehr frühem Stadium an immer nur eine Zellenfolge, also in jedem Furchungsstadium nur eine Zelle die Chromatinverhältnisse des ungefurchten Eies aufweist, alle anderen Zellenfolgen resp.

---

[1]) Namentlich auch wegen der Kernverhältnisse.

Zellen aber andere, „diminuierte" Kernverhältnisse aufweisen: die so ausgezeichnete Zellenfolge ist die auf die Geschlechtszellenbildung hinzielende[1]).

Viel anfangen lässt sich mit diesen Beobachtungen wohl zur Zeit noch nicht, auf alle Fälle sprechen sie nicht gegen unsere oben entwickelten Gesichtspunkte, dass alle Differenzierung von der Organisation des Eiplasmas in letzter Instanz ihren Ausgang nähme.

Es mögen Fälle sehr frühzeitiger Differenzierung hier vorliegen und diese mögen eben auch den Kern betreffen, der ein Zellbebestandteil ist, wie jeder andere. Dass solche sehr frühzeitige Differenzierungen sonst vorkommen, wissen wir z. B. durch Fischels (4) Versuche an Ctenophoren: Verlagerungen der Mikromeren auf sehr frühem Stadium haben gründliche Verlagerungen der Rippen oder deren Elemente zur Folge; da hat wohl die frühe Spezifikation[2]) nicht nur auf Grund des Einschlusses von Ektoplasma, sondern auch auf Grund anderer Differenzierungsgeschehnisse, die wir später diskutieren werden, stattgefunden. Dass ähnliches, hier den Kern betreffend, bei Ascaris vorliegen möge, ist gewiss nicht zu leugnen.

Dass spezifische Zellverschiedenheiten in Differenzen der Mitosen ihren Ausdruck finden, behauptet bekanntlich, zwar unter Widerspruch, Hansemann, freilich in Bezug auf Zellen differenter Gewebe, die ja auch in vielen anderen Zelleigenschaften verschiedenartig sind.

Doch leiten uns unsere letztgepflogenen Betrachtungen schon aus der Besprechung der reinen Furchung und der Potenz der Blastomeren heraus.

III. Orientierung über die Einzelprobleme der Entwickelungsphysiologie.

Unsere einleitenden Betrachtungen gipfelten darin, dass der abgefurchte Keim der Tiere in sehr vielen Fällen ein äquipotentielles System sei, und dass wir Gründe anzugeben vermögen für die Fälle, in denen er es nicht ist.

Wir können auch sagen, dass wir konstatiert hätten, dass die Blastomeren des abgefurchten Keimes in der Mehrzahl der Fälle potentiell-

[1]) Wenn Haecker bei Cyclops die Geschlechtszellenfolge stets von einem Körnchenhaufen begleitet sieht, so scheint mir hier ein rein protoplasmatisches Differenzierungsphänomen vorzuliegen, das nichts mit den im Texte erörterten Verhältnissen zu thun hat.

[2]) Man vergleiche hiermit, dass wir oben pag. 721 sagten, die Ctenophoren besässen keinen eigentlichen Abschluss der Furchung in unserem Sinne, als „Teilung ohne Wachstum". Ganz streng genommen ist die „Furchung" hier mit der Bildung von 16 Zellen zu Ende.

gleich seien, und dass jedesmal ihre prospektive Bedeutung, ihr Schicksal, eine Funktion ihrer Lage im Ganzen sei, wo das Wort „Funktion" den allgemeinsten aus der Mathematik [$y = f(x)$] bekannten Sinn hat, so dass über die in Betracht kommenden schicksalbestimmenden Ursachen also gar nichts präjudiziert ist.

Wir dürfen nicht sagen, dass die Blastomeren in jener Mehrzahl der Fälle absolut-gleich seien, das sind sie nicht, da in jedem Einzelfall jede einen anderen Organisationsbruchteil der einfachen Richtungsorganisation des Keimganzen repräsentiert; eben daraus resultiert ja für jede in jedem Einzelfall — auf Wegen, die wir noch kennen lernen werden — ihre prospektive Bedeutung.

Das so Ermittelte mussten wir zunächst ermitteln, um überhaupt einen festen Grund zu haben, auf dem wir das allgemeine Studium der Entwickelungsgesetzlichkeiten beginnen können; jene von Roux richtig aufgeworfene Vorfrage nach Ort und Zeit der ersten Differenzierungen des Keimes musste dazu erledigt sein; freilich halten wir sie für in ganz anderem Sinne erledigt, als der, welcher sie zuerst stellte.

Einer allgemeinen Betrachtung des Entwickelungsgeschehens als eines Ganzen bieten sich nun folgende Probleme dar:

Die Entwickelung ist eine Leistung, schon in der blossen Vergrösserung des Keimes giebt sich das kund. In diesem Sinne ist von Hertwig (11) das treffende Wort Entwickelungsarbeit eingeführt worden. Aus diesem Begriff ergiebt sich sofort als Problem die Frage nach den Energiequellen der Entwickelung, sie sind in den Energievorräten der Aussenwelt sowie in im Keime selbst vorhandenen Energiepotentialen zu suchen. Mit dem eigentlichen Differenzierungsgeschehen hängt dieses Problem nur lose zusammen.

Etwas enger findet solcher Zusammenhang statt bei der zweiten sich uns als Problem darbietenden Frage, der Frage nach den chemischen Voraussetzungen der Entwickelung, auch sie sind „aussen" und „innen" zu suchen; insofern die einzelnen Entwickelungsgeschehnisse jedenfalls gewisse chemisch-kennzeichenbare Eigenschaften haben, steht die Beantwortung dieser Frage zu den eigentlichen Differenzierungen in etwas näheren Beziehungen als die der vorigen. Sie ist auch zu bezeichnen als Frage nach dem ontogenetischen Stoffwechsel, wobei freilich in Erwägung zu ziehen ist, dass Stoffwechselvorgänge auch reine Energiequellen sein können, ohne dass die Qualität ihrer Effekte besonders in Frage käme: Pfeffer hat das „Betriebsstoffwechsel" genannt.

Energiequellen und chemische Voraussetzungen stellen zusammen die äusseren Mittel der Ontogenese dar.

Entwickelung ist eine Äusserung des Lebens, insofern sind alle Elementarerscheinungen des Lebenden Voraussetzungen der Entwickelung, wie von Roux einmal näher[1]) ausgeführt ist; Entwickelung ist aber des Näheren eine Form-Äusserung des Lebens und insofern ist eine analysierte Kenntnis aller derjenigen elementaren Eigenschaften des Lebenden und im besonderen der Zellen, welche formbildend sein können, eine sehr wesentliche Voraussetzung des Verständnisses der eigentlichen Differenzierungsvorgänge.

Physiologische Charaktere der lebenden Substanz gehören hierher und sind von Rauber (1) schon einmal klassifiziert worden: ihre Bewegungsfähigkeit in bestimmten Richtungen, die Zellteilung, viele Sekretionen, d. h. alle diejenigen, welche Formeffekte haben, etc. etc., aber auch physikalische Zustände derselben, wie ihre osmotischen und kapillaren Eigenschaften und manche Dinge, bei denen wir zur Zeit wohl noch nicht ganz übersehen können, was an ihnen physiologisch und was physikalisch ist.

Alle diese Dinge stellen die inneren Mittel der Ontogenese dar, ihr Studium umfasst also die Elementarphysiologie der Lebenssubstanz mit Rücksicht auf formbildende Effekte.

Äussere und innere Mittel machen zusammen die Mittel der Ontogenese aus.

Kenntnis der Mittel der Ontogenese ist Voraussetzung des Studiums der eigentlichen Entwickelungsphänomene, ist aber selbst noch nicht eigentlich Entwickelungsphysiologie, und so soll denn die Lehre von den ontogenetischen Mitteln im folgenden nur in Kürze und mit Auswahl des allerwichtigsten vorgeführt werden, sie ausführlich darstellen, würde heissen, ein Lehrbuch der allgemeinen Physiologie schreiben.

Eingehender müssen wir werden, wenn wir an das Studium der Differenzierungsphänomene selbst herantreten. Wir haben gesehen, dass gerade in den bestanalysierten Fällen die eigentliche Differenzierung, d. h. Mannigfaltigkeitsbildung, von äquipotentiellen Systemen mit primärer Richtung ausgeht; in späteren Stadien stellt der Keim jedenfalls nicht mehr ein äquipotentielles System dar. Es wird zunächst zu untersuchen sein, was er in einem beliebigen Stadium der Ontogenese darstelle.

So wird denn unser erster von eigentlichen Differenzierungsvorgängen handelnder Abschnitt sich ganz allgemein mit der prospektiven Potenz der Keimesteile beschäftigen, noch ohne Rücksicht darauf, wie sie entstanden. Eine Reihe von elementaren Hülfsbegriffen, denen ähnlich, die schon verwendet wurden, wird hier zu schaffen sein. Dieser

---

[1]) Freilich unter der seltsamen Vorstellung einer „Züchtung" dieser Elementarerscheinungen!

Abschnitt wird recht eigentlich die Fortsetzung des einleitenden von den Blastomeren handelnden Kapitels werden: wurde doch nur aus praktischen, Orientierung ermöglichenden Gründen jenes Kapitel als Einleitung allem Übrigen vorangestellt.

An zweiter Stelle fragen wir uns dann, wie die ihrer Potenz nach gekennzeichneten Keimesteile in Erscheinung treten, wir fragen nach den Ursachen der Differenzierung. Dass Ursachen derselben irgendwo vorliegen müssen, ist klar, denn die verschiedenen Keimesteile sind von einem bestimmten Moment an, an bestimmtem Ort, in bestimmter Qualität da, vorher waren sie noch nicht so da, sie sind also das Resultat einer Veränderung, jede Veränderung hat aber, als Effekt, eine Ursache zur Voraussetzung. Der Begriff der Ursache selbst wird unten eingehender definiert werden.

Nach Studium der Ursachen der Differenzierung, wodurch, wie es im Wesen der Sache liegt, ihre Lokalisation, ihre Ortsbestimmung, mit studiert wurde und ebenso der Zeitpunkt ihres Auftretens verstanden ward, werden wir auf ihre Spezifität in Kürze eingehen, werden uns fragen, worin sie eigentlich bestehe und was an ihr überhaupt Problem der Entwickelungsphysiologie sein könne und was nicht.

Soweit im einzelnen vorgedrungen, werden wir uns am Schlusse fragen, was sich denn nun als Hauptkennzeichen der Gesetzlichkeit der Entwickelung darstelle; wir werden hier die Begriffe des Teleologischen und des Vitalismus streifen und die Entwickelungsgesetzlichkeit engeren Sinnes zur Gesetzlichkeit anderen, des „sekundär-regulatorischen“, Formgeschehens, sowie zu derjenigen des Lebensgeschehens überhaupt in Beziehung setzen.

Doch wird solches alles nur in gedrängtester Kürze und nur andeutend geschehen, denn es ist der Hauptzweck dieser Zeilen zur positiven Mitarbeit am Ausbau der eigentlichen Entwickelungsphysiologie anzuregen, deshalb ist Darlegung und begriffliche Ordnung ihrer Einzelprobleme unsere Hauptaufgabe und sollen allgemeine Ausblicke nur insofern ermutigend wirken, als sie zeigen, wie das scheinbar Kleinste, aber im Sinne rationeller Wissenschaft wirklich Ermittelte, beizutragen vermag zum Höchsten und Grössten der Lehre vom Leben.

IV. Von den Mitteln der Ontogenese.

1. Von den äusseren Mitteln der Ontogenese.

a) Energiequellen.

α) Licht.

Das Licht hat weder überhaupt noch in seinen verschiedenen Qualitäten einen allgemeinen Einfluss auf die ersten Entwickelungsstadien tierischer

Keime; für Eier von Echiniden, Mollusken und Amphibien ist das von mir (6) konstatiert. Von dem Moment an aber, in welchem die angelegten Organe beginnen, sich durch Wachstum zu vergrössern, soll, nach Yung und einigen anderen, ein Einfluss des Lichtes sich äussern, derart dass violettes Licht den Entwickelungsablauf sogar gegenüber weissem Licht beschleunigt, rotes und zumal grünes Licht ihn sogar gegenüber der Dunkelheit verzögern[1]); die Beeinflussungskurve für die verschiedenen Lichtsorten ist also — die völlige Richtigkeit der geschilderten Ergebnisse vorausgesetzt — sehr seltsam gestaltet: sie besitzt zwei Minima, eines im Rot, eines im Grün und natürlich auch zwei Maxima, eines im Gelb und das absolute Maximum im Violett.

Dass die Kurve nach dem violetten Licht zu ansteigt, ist verständlich aus dem, was man über die Beeinflussung des allgemeinen Stoffwechsels durch Lichtqualitäten weiss; die Rolle des Grün erscheint zunächst absolut unverständlich. — F. Peebles (2) konnte keinen Einfluss differenter Lichtsorten auf die Regeneration von Hydra konstatieren.

Das Gesagte bezog sich auf das Licht als allgemeine Quelle des Energiebezuges für Entwickelung; als Energiequelle für spezielle Entwickelungsprozesse dürfte es angesehen werden, wenn nach Loeb (14) bei Lichtabschluss die Bildung von Hydranthen an Eudendrium, wenn nach Sachs an Pflanzen bei Ausschluss ultravioletter Strahlen die Blütenbildung unterbleibt.

β) Wärme.

Dass Wärmezufuhr die Entwickelungsphänomene beschleunigt, weiss man praktisch seit langer Zeit; von mir ward es für das Seeigelei einmal in einer kurzen Untersuchungsserie exakt konstatiert (9), eingehende Untersuchungen über den Gegenstand verdanken wir O. Hertwig (11) (an Amphibieneiern), Lillie und Knowlton (an Amphibieneiern und Planaria) und F. Peebles (2) (an Hydra). Die Wirkung der Wärmezufuhr steigt bis zur Erreichung einer optimalen Temperatur, jenseits derselben beginnen Schädigungen sich einzustellen. Unterhalb einer bestimmten Temperaturgrenze sind die Entwickelungsvorgänge sistiert, ohne dass darum sofort Tod einzutreten braucht.

γ) Sauerstoff.

Im sauerstofffreien Medium entwickeln sich die Eier mancher Formen gar nicht, die anderer nur bis zu einem gewissen Stadium. Be

[1]) Der Befund von Blanc (2), dass starkes weisses Licht die Entwickelung des Hühnerembryos schädigt, dürfte nur teratologisches, für die Entwickelungsphysiologie, der das Teratologische nur Mittel zum Zweck ist, also kein Interesse haben.

Es sei hier gleich allgemein bemerkt, dass die „Teratologie" (z. B. Dareste) an und für sich genommen, ausserhalb des Rahmens unserer Betrachtungen bleiben soll.

sonders interessant in dieser Hinsicht sind die Befunde Loebs (13), dass die Eier von Ctenolabrus sich im sauerstofffreien Medium nicht einmal furchen, die von Fundulus, einem anderen Teleostier, sich etwa 12—15 Stunden lang, bis zur Bildung einer ansehnlichen Keimscheibe, entwickeln. Bei letzteren ist offenbar im Keimesinneren für chemische Energiepotentiale gesorgt, welche bis zu einem gewissen Grade die energetische Rolle der Oxydationen ersetzen können.

Schon vor Loeb hatte Roux die Notwendigkeit der Luftzufuhr für die Furchung des Froscheies, Hallez für diejenige des Ascaris-Eies, wahrscheinlich gemacht. Samassa fand neuerdings, dass, ebenso wie in einem der Loebschen Befunde, die Entwickelung des Froscheies ohne Sauerstoff wenigstens eine Strecke weit vor sich geht[1]).

Nach Loeb (1) unterbleibt bei Luftausschluss die Hydranthenreparation an Tubularia.

In allen diesen Fällen dürfen wir im Sauerstoff eine allgemeine Energiequelle erblicken; als eine solche für Spezialgeschehen dürfte er jedoch angesehen werden, wenn, wie Loeb zeigte (7), bei Fundulus die Empfindlichkeit gegen Sauerstoffentziehung mit fortschreitender Entwickelung zunimmt. —

Loeb [21] glaubt vorwiegend in den Zellkernen die Oxydationsherde erblicken zu dürfen, für welche Anschauung in der That das Unterbleiben morphogenetischer Prozesse an kernlosen Zellstücken (Balbiani, Gruber, Hofer, Nussbaum [1], Verworn) und andere von Loeb diskutierte Verhältnisse sprechen.

δ) Osmose.

Ein gewisser osmotischer Druck im Inneren des Keimes ist Voraussetzung des Wachsens, er steht in Abhängigkeit vom osmotischen Drucke des umgebenden Mediums, falls die Entwickelung im Wasser statt hat. Loeb (2) fand, dass Tubularien in verdünntem Seewasser, in welchem ihnen weniger Wasser entzogen wird, rascher wachsen als in normalem, Herbst (3) wies die grosse Rolle osmotischer Druckwirkungen im Blastocöl für das Gesamtwachstum der Seeigellarven nach, ich selbst (26) machte wahrscheinlich, dass deformative Störungen der Entwickelung durch die blosse Wirkung solchen Druckes ausgeglichen werden könnten; Davenport (3) zeigte, dass spätere Stadien von Amphibienlarven wesentlich relativ-wasserreicher seien als frühere.

---

1) Die übrigen Ermittelungen dieses Forschers über positiv schädigende Wirkungen von H oder von zu viel O auf die Entwickelung, fallen unter den Begriff der „Giftwirkungen" und bleiben hier wie alles derartige ausser Betracht.

Es ist klar, dass zwischen den erwähnten Fällen ein Unterschied insofern vorliegt, als in den von Loeb und Davenport studierten, der Sitz der osmotischen Kräfte in Zellen, in den von Herbst untersuchten in Körperhohlräumen (Blastocöl) gelegen ist.

Von den Resultaten Herbsts (13, 14) über die Notwendigkeit gewisser Salze im Meerwasser gehört gewiss ein erheblicher Teil hierher; wir werden diese Ergebnisse jedoch im Abschnitt über die chemischen Voraussetzungen der Entwickelung zur Sprache bringen, und überhaupt wird man zu definitivem Entscheid die in Aussicht stehende Publikation des zweiten Teils der genannten Arbeit dieses Forschers, welcher von der Rolle der notwendigen Salze handelt, abzuwarten haben.

Von der Wirkung osmotischer Veränderungen auf die Zellteilung soll in dem von diesen handelnden Abschnitt die Rede sein, und daselbst sollen auch die anderen äusseren Faktoren, welche sie zu beeinflussen imstande sind, zur Sprache kommen.

Das Echinidenei ist ein vorzügliches Objekt, um die grosse Bedeutung osmotischer Verhältnisse für die Entwickelung im allgemeinen und im speziellen zu zeigen.

Loeb (5, 9, 10) erzielte durch starke Verdünnung des Meerwassers bei Arbacia ein Platzen der Eihaut, Austritt von Plasma und folgende Zwillings- oder selbst Mehrfachentwickelung.

Bekannt sind Herbsts Untersuchungen (1, 3, 6—10) über den Einfluss des Zusatzes gewisser Salze zum Meerwasser auf die Entwickelung der Echinodermen, zumal über den Einfluss des Lithiums: zu einem gewissen Teil gehören die Ergebnisse dieser Forschungen jedenfalls in dieses Kapitel, zu einem anderen freilich wohl in das von den chemischen Vorbedingungen der Entwickelung handelnde und zu einem dritten wohl überhaupt nicht zur Entwickelungs-, sondern zur „Umwandlungsphysiologie“, denn, mit dem Lithium wenigstens, bewirkte Herbst typische „Andersbildungen“ d. h. eben „Umwandlung“, während er mit seinen anderen zugesetzten Salzen, ebenso wie O. Hertwig (8), Gurwitsch, C. B. Wilson, durchgehends nur Hemmungen oder offenbare Schädigungen erzielte.

Bei voller Einwirkung des Lithiums entsteht aus dem Echinidenei überhaupt etwas ganz anderes als eine Echinidenlarve: fast die Hälfte des Eimaterials wird im Gegensatz zum Normalgeschehen für die hier weder durch Aus- noch durch Einstülpung, sondern durch Einschnürung entstehende Entodermbildung verwandt, der Wimperring erscheint verlagert, die Mesenchymzellen ebenfalls u. s. w.; bei schwächerer Einwirkung jedoch

erzielte Herbst einfache „Exogastrulae"[1]): der Darm wächst nach aussen. Hier spielen osmotische Verhältnisse offenbar mit eine Rolle: und zwar zeigt sie sich besonders deutlich, wenn wir unser Augenmerk auf die Entodermbildung an normalen Larven und an typischen Lithiumlarven des Seeigels richten: der erste Anfang der Bildung des „Entoderms" ist normalerweise die Bildung einer Platte dicht gedrängt liegender Zellen (deren Entstehung noch nicht ganz klar ist, s. z. B. Morgan [6]), die Zellen dieser Platte „wachsen" dann und das Wachstumsresultat ist der Urdarm; bei den Exogastralae liegen, von der Richtung des Wachsens abgesehen, die Verhältnisse ebenso; anders bei den typischen Lithiumlarven: hier wächst ein viel grösserer Bezirk des Blastoderms als nur eine kleine Platte, die Natur einer weit grösseren Menge von Zellen desselben ist also verändert und, eben wegen des Wachsens, jedenfalls auch osmotisch verändert worden. Man kann durch passende Abstufung der verwendeten Lithiummenge alle Übergänge von reiner Exogastrula zu typischen Lithiumlarven herstellen: das beweist, dass für normale Gastrulation eben eine ganz typisch geregelte Verschiedenheit der Blastodermzellen hinsichtlich ihrer osmotischen Qualitäten der Ausgang ist.

Unser letztes Beispiel zeigte die Bedeutung osmotischer und somit energetischer Verhältnisse nicht für das sich Entwickeln allgemein, sondern für spezifische Entwickelungsvorgänge, ebenso wie sich oben gezeigt hatte, dass für spezifische Entwickelungsvorgänge die Sauerstoffzufuhr oder das Licht wichtiger sein könne als für andere; von vielen anderen der Befunde Herbsts, sowie von vielen der von O. Hertwig, Gurwitsch und C. B. Wilson gemachten Ermittelungen mag gleiches gelten: allgemeine Änderung der äusseren osmotischen Zustände hatte Schädigung oder Hemmung spezieller Bildungen im Gefolge. Dass nach Loeb (7) die Widerstandsfähigkeit gegen Wasserentziehung mit fortschreitender Entwickelung bei Embryonen von Fundulus zunimmt, mag hier noch als Beispiel für das Gesagte erwähnt sein.

ε) Allgemeines.

Typische Verteilung von Energiepotentialen wäre also eine der Grundlagen der Ontogenese, d. h. des typisch verteilten Wachsens: aus dem typisch verteilten Wachsen und aus ihm entgegenstehenden typischen Widerständen, wie es in dem diskutierten Entodermbildungsfall z. B. das Ektoderm ist, resultieren typische Resultate der Entwickelung.

Fälle, welche die Bedeutung von Widerständen für typische Formgestaltung zeigen, giebt es viele; gehören doch in Strenge auch

[1]) Noch immer, z. B. neuerdings wieder von zur Strassen (3), wird die Sache so dargestellt, als habe Herbst nur das eine Resultat der Exogastrulae erhalten, während das gerade ein Nebenresultat ist.

alle jene Vorkommnisse hierher, in denen mechanische Widerstände spezifische Formenverhältnisse bedingen, Dinge, die vorwiegend von His studiert und von Roux „Massenkorrelation“ genannt sind; ihre spezielle Erörterung soll hier unterbleiben.

Das Vorkommen solcher Geschehnisse, d. h. die Abhängigkeit der Gestaltung auch im Spezifischen von Energiegrössen und damit von der Aussenwelt, liess sich erwarten; denn, mag auch die erste Inscenierung aller ontogenetischen Differenzierungsgeschehnisse ein Vorgang sui generis sein, wenn sie einmal erfolgt ist, sind ihre Effekte Körper mit Massennatur und anderen physikalischen, z. B. osmotischen, Eigenschaften: naturgemäss treten sie da mit den Qualitäten der anorganischen Umgebung in Relation, mag auch im einzelnen nicht immer leicht zu sagen sein, wo, wie und wann. Es ist völlig unverständlich, wie diese Selbstverständlichkeit oft übersehen werden konnten[1]).

Dass jene Effekte des spezifischen Differenzierungsgeschehens mit den Agentien der Aussenwelt oder mit einander in solche Beziehung zu treten pflegen, dass im weiten Umkreise des „normalen“ Geschehens darum doch Typisches entsteht, das haben wir eben von allem Anfang an als gegebenen teleologischen Charakter des Keimes, als dessen „Kompositionsharmonie“ hinzunehmen. —

Der Einfluss der Elektrizität oder des Magnetismus auf Entwickelungsphänomene ist nur allgemein „schädigend“ (Roux [13], Dareste [3], Windle, Rossi u. a.), die von Roux konstatierten „Polarisationen“ gehören nicht den eigentlichen Entwickelungsphänomenen an.

b) Chemische Voraussetzungen.

Eier, welche sich in der Luft entwickeln, bedürfen als einziger chemischer Voraussetzung der Sauerstoffzufuhr, die aber wohl nur eine Energiequelle darstellt; im übrigen beziehen sie ihre chemischen Bedürfnisse aus „Reservestoffen“.

Dasselbe gilt wohl von im Wasser sich entwickelnden Eiern mit viel „Nahrungsdotter“.

Durch Herbst (13, 14) ist nun aber an den nahrungsdotterarmen Eiern der Seeigel ein Anfang gemacht worden, tiefer in direkte chemische Abhängig-

[1]) So übersieht es z. B. zur Strassen (3), dass nicht zwar die Differenzierungseinleitung, wohl aber der formale Differenzierungsvollzug von den physikalischen Beziehungen des sich differenzierenden Teils zu allen anderen abhängen muss: wie soll eine gleichmässig in die Fläche zu wachsen bestrebte Platte wohl zur Faltung kommen, wenn nicht durch Widerstände? Was heisst sich „von selbst“ falten? Aber nicht nur nicht der Differenzierungsvollzug ist „von selbst“, sondern auch die Differenzierungseinleitung nicht, freilich in anderem Sinne, wie später zu erörtern.



keitsverhältnisse der Entwickelungsvorgänge von der Chemie des Mediums einzudringen. Leider ist der zweite von der Rolle der notwendigen Salze handelnde Teil seiner Untersuchungen noch nicht publiziert, und so müssen wir uns begnügen, hier zu sagen, dass nach seinen Befunden, so weit sie vorliegen, die Elemente Na, K, Cl, S, Mg, Ca für die normale Entwickelung dieser Eier unbedingt im umgebenden Wasser anwesend sein müssen. Wie schon oben angedeutet, wird die Notwendigkeit dieser Stoffe vorwiegend in ihrem Charakter als chemischen Voraussetzungen der Entwickelung bestehen. Bezüglich des „Wie" wollen wir den Ausführungen von Herbst in keiner Weise vorgreifen; es dürfte sich meist um eine Notwendigkeit für bestimmte spezifische Geschehnisse der Entwickelung handeln.

In allgemeiner Beziehung fand Herbst (14), dass ein gewisser Grad von Alkalinität des Mediums zur normalen Entwickelung notwendig ist; sie wird im wesentlichen von den Bikarbonaten geliefert. Es harmoniert damit der Befund von Loeb (19), dass schon sehr geringe Mengen dem Wasser zugesetzter Alkalien die Entwickelung beschleunigen, geringe Mengen von Säuren sie verlangsamen; den Grund für beides sieht Loeb in einer Beförderung resp. Hemmung der Oxydationsvorgänge und damit der synthetischen Prozesse.

Über Herbsts Untersuchungen bezüglich der Einwirkung von zum Meerwasser zugesetzten Salzen (1, 3, 6—10), wurde oben schon vermutet, dass hier zum grossen Teil chemische Wirkungen vorliegen möchten; bezüglich des Lithiums kann das wohl als sicher gelten, über die Art und Weise der Wirkung zwar wissen wir gar nichts und die Erörterung des eigentlich Typischen des Effekts gehört, als Objekt der „Umwandlungsphysiologie", nicht hierher. Es ist für die Qualität des Effekts ganz gleichbedeutend und nur für die Reizschwelle entscheidend, an welche Säure das Salz gebunden ist.

Die meisten anderen von Herbst studierten Salze haben als „Giftwirkungen" zu bezeichnende Unterdrückungseffekte (z. B. K.) und werden in Einzelheiten später teilweise zur Sprache kommen wegen der Bedeutung mit ihnen erzielter Ergebnisse für andere Fragen der Entwickelungsphysiologie [1]). —

Das Hauptresultat dieses Abschnittes ist dieses, dass wir von der Energetik und Chemie der Entwickelung noch recht wenig wissen.

---

[1]) Gleiches gilt von den wiederholt genannten Resultaten der Versuche von O Hertwig, Gurwitsch, C. B. Wilson; freilich dürften hier Schädigungen durch Störung der osmotischen (energetischen) Verhältnisse vor eigentlichen (chemischen) Giftwirkungen vorwiegen, wenn anders wir, was wohl zu empfehlen, unter „Giftwirkungen" chemisch vermittelte destruktive (also nicht reaktive, wie z. B. Gallen) Effekte verstehen wollen.



Immerhin wissen wir etwas damit, dass wir wissen, dass es überhaupt dergleichen giebt. Die Energetik freilich scheint uns etwas zu sein, das zu dem eigentlich problematischen der Entwickelung, den Differenzierungsvorgängen, in nur sehr ferner Beziehung steht, zu dem Spezifischen derselben sich nämlich nicht „bestimmend" sondern nur „ausführend" verhält und hinsichtlich der Chemie darf nicht unterlassen werden zu bemerken, dass mit dem Nachweis der Aufnahme gewisser Stoffe und ihrer Verwendung zu anderen, für spezifisches Geschehen etwa nötigen, noch gar nichts darüber ausgemacht ist, ob die Umwandlung jener in diese, mögen beide auch chemisch wohl gekennzeichnet sein, nun auch auf eigentlich „chemische" Weise, d. h. den aus der Chemie bekannten Gesetzlichkeiten unterstehend, erfolgt ist.

2. Von den inneren Mitteln der Ontogenese.

a) Physiologische Mittel.

α) Beschränkung der Aufgabe.

Es ist schon in den diesen Hauptabschnitt einleitenden Betrachtungen gesagt worden, dass beinahe alle in der allgemeinen Physiologie abgehandelten Lebenseigenschaften streng genommen in dieses Kapitel gehören würden, wie ja auch Davenport sein „Experimental Morphology" betiteltes Werk in der That mit einer ausgedehnten Darlegung der Physiologie des Protoplasmas begonnen hat. Da die Durchführung dieser Forderung unmöglich ist, sollen hier nur die in besonders deutlicher Weise formbildenden elementaren Lebenscharaktere und auch diese nur kurz, soweit sie nämlich Gegenstand experimenteller Forschungen gewesen sind, zur Darstellung kommen.

β) „Organbildende Stoffe."

Der Begriff „organbildende Stoffe" spielt in den Ausführungen von Sachs und Loeb eine grosse Rolle: zur Organbildung notwendige spezifische „Stoffe" sollen mit diesem Wort bezeichnet werden. Es ist klar, dass solches innere physiologische „Mittel" in unserem Sinne und zwar chemische Mittel wären, ebenso wie wir oben von äusseren chemischen Voraussetzungen oder Mitteln der Entwickelung redeten.

Zur Erklärung der Ordnung, des typischen Ablaufs der Differenzierungsvorgänge reicht die Annahme solcher „Stoffe" natürlich in keinem Falle aus; immerhin mag ihre Annahme als Mittel der Organbildung berechtigt sein.

Viel Spezielles über sie ist nicht bekannt.

„Nahrungsdotter“ mag hierher gehören, meist wohl als ganz allgemeines Entwickelungsmittel, in anderen Fällen vielleicht zu speziellen Bildungen in Beziehung stehend, wie denn oben schon gesagt wurde, dass, wenn Crampton nach Entfernung des Dottersackes von Ilyanassa mesenchymlose Larven züchtet, die Substanz dieses „Dotter“sackes nicht eine nur so allgemeine Bezeichnung verdiene.

Nach Morgan entwickeln sich Fischembryonen auch ohne Dottersack ziemlich weit (1).

Bei Tubularia gehen die Reparationsvorgänge wesentlich langsamer vor sich, wenn die Objekte arm an einem gewissen roten „hydranthenbildenden“ Stoff sind; auch manche Quantitäts- und Geschwindigkeitsrelationen, die Loeb (1, 2) und ich (35) an der genannten Form beobachteten, mögen von diesem Stoff abhängen.

Nach F. Peebles (1) bilden kleine Stücke von Hydra rascher ganze Polypen, wenn sie aus einer Knospe, als wenn sie aus dem Leibe geschnitten sind. Auch hier mag ein „Stoff“ zur Erklärung herangezogen werden und gleiches gilt von vielen botanischen Vorkommnissen, worüber Sachs zu vergleichen ist. Wenn endlich nach Rand kleine Stücke von Hydra weniger Tentakeln bei der Vervollständigung produzieren als grosse, so mag auch hierfür in der Quantität eines gewissen „Stoffes“ der Grund liegen.

γ) Sekretionen.

Was chemische Umwandlungen mit morphologischem Effekt, also histologische Sekretionen anlangt, so lehrt uns die als Histologie bezeichnete Disziplin, freilich zur Zeit noch in meist rein deskriptiver Weise, was hier alles „Mittel“ der Formbildung, in unserem Sinne, sein kann. Zur Spezialdarstellung an diesem Orte eignet sich von der Fülle des Materials nur wenig.

Durch W. Pfeffer (3) wissen wir, was hier seiner vielleicht allgemeinen Bedeutung wegen erwähnt sei, dass Protoplasma von Pflanzenzellen nur dann sich mit einer Membran umkleidet, wenn es kernhaltig ist oder wenigstens mit kernhaltigem Plasma durch einen Plasmastrang in organischer Verbindung steht. Vermutet hatte man einen solchen formativen Einfluss des Kernes auf Sekretionen, wie er hier bewiesen ist, auf Grund deskriptiv gewonnenen Materials schon früher, er würde gut zu jener oben erwähnten Auffassung Loeb's [21] passen, welche im Kern den wesentlichsten Oxydationsherd der Zelle erblickt.

Wollen wir die Skelettbildungen zu den „histologischen Sekretionen“, d. h. den chemischen Umwandlungen mit morphologischem Effekt zählen,

so ist v. Ebners Befund zu erwähnen, dass alle tierischen Skeletteile sich optisch wie Krystallbruchstücke verhalten, dass aber etwa vorhandene morphologische Achsen nichts mit krystallographischen zu thun haben; Dreyer (1) machte für die Radiolarienskelette wahrscheinlich, dass der Grundtypus ihres Baues (der „Vierstrahler") eine Folge des den Kapillargesetzen unterstehenden allgemeinen Baues des Protoplasmas sei, über den wir ja durch Bütschli näheres wissen.

Im übrigen dürfte über die letzten bei histologischen Sekretionen vorliegenden Geschehnissen nichts rationell Ermitteltes vorliegen, so viel Material für derartige Untersuchungen auch, wie schon gesagt, in der so fein ausgebauten deskriptiven Histologie vorliegen mag. Manche hierher gehörige Dinge werden später noch zur Sprache kommen, weniger als histologische Bildungsvorgänge an und für sich betrachtet, als insofern sie sich als typische Effekte typischer Ursachen darstellen: in dem von den Ursachen der Differenzierung handelnden Hauptabschnitt werden wir also auf sie einzugehen haben.

δ) Bewegung.

Das Bewegungsvermögen von Zellen und Zellteilen spielt bei allen gerichteten Bewegungen innerhalb des ontogenetischen Geschehens eine grosse Rolle, freilich auch vorwiegend insofern, als es Effekt richtender Ursachen, also Gegenstand für spätere Betrachtungen ist. An und für sich betrachtet, stellt das „Sich-Bewegen" der lebenden Substanz eine Resultante ihrer physiologischen und physikalischen Eigenschaften dar; durch Bütschli, Berthold, Dreyer und Rhumbler (2) wissen wir, dass Oberflächenspannung eine grosse Rolle dabei spielte, sie ist das eigentlich ausführende. Ob aber, falls z. B. eine Zelle chemotaktisch (im Sinne Pfeffers) gereizt wird, die Reizung bloss eine lokalisierte physikalische Beeinflussung ihrer Oberflächenspannung bedeutet, welche ohne weiteres, wie an anorganischem Materiale, Bewegung nach sich zieht (Rhumbler)[1], oder ob sie nicht vielmehr wirklich einen „Reiz" bedeutet, auf den hin die Zelle von innen heraus aktiv ihre Oberflächenbeschaffenheit lokal verändert, worauf dann freilich physikalisch die Bewegung folgen würde, das wissen wir nicht genau. Die zweite Alternative, welche das eigentlich Bewegungsveranlassende in einem Reizeffekt sieht und nur das Bewegungsausführende physikalische Gesetzlichkeitsarten sein lässt, dürfte wohl der Wahrheit am nächsten sein. Wir werden bald auf diesen Gedankengang wieder zurückkommen, wenn wir gewisse von Roux neuerdings studierte Zellbewegungsarten für sich betrachten.

[1]) Siehe zumal dessen neue Arbeit „Physikal. Anal. des Chemotropismus etc." in Physikal. Zeitschr. 1899.



ε) Zellteilung.

Die Zellteilung ist vielleicht das wesentlichste Grundphänomen aller Formbildung, zumal in den ersten Stadien. Alle intimen Verhältnisse des Vorganges gehen uns hier, mögen sie auch Gegenstand experimenteller Studien (O. und R. Hertwig, Boveri [4], Ziegler [35], Morgan [18]) oder exakter Betrachtungen (Rhumbler, M. Heidenhain u. a.) gewesen sein, nichts an; ebensowenig können wir hier auf die Befruchtungsvorgänge und ihre Analyse näher eingehen. —

Boveri (1, 3) und Delage[1]) lehrten uns, dass auch ihres weiblichen Vorkernes beraubte Eifragmente sich nach Befruchtung normal zu entwickeln vermögen. —

Dass Kern- und Plasmateilung von einander insofern unabhängig sein können, als letztere bei Fortlaufen der ersteren durch äussere Faktoren unterdrückt zu werden vermag, wissen wir aus zahlreichen Untersuchungen: es wurde bei fortlaufender Kernteilung die Zellteilung unterdrückt[2]) durch Druckwirkungen (Chabry [2], Driesch [9]), durch starke Temperaturerhöhung (Driesch [9]), durch Konzentrationserhöhung (Loeb [3], Norman) und durch starke Konzentrationserniedrigung (Driesch [13]) des umgebenden Mediums; mit diesen Mitteln können also „Syncytien" gebildet werden. Nachträglich können schon gebildete Zellwände rückgebildet werden durch Sauerstoffentziehung (Loeb [13]). Alle diese Untersuchungen gelten natürlich zunächst nur für diejenigen Objekte, bei denen sie angestellt werden, das sind für die Chabryschen Untersuchungen Ascidieneier, für die von mir und für die erstgenannten von Loeb Echinodermeneier; für die letztgenannten von Loeb dieselben und die Eier von Ctenolabrus, andere Fischeier (z. B. Fundulus) reagieren aber nicht so stark auf Sauerstoffentziehung, was schon oben erwähnt ist. —

Von hoher morphologischer Wichtigkeit sind die Forschungen über die Richtung der Zellteilung. O. Hertwig (2) glaubte hier ein allgemeines Gesetz gefunden zu haben, nämlich dieses, dass bei jeder Teilung die Kernspindel sich einstelle in die Richtung des grössten Durchmessers der lebendigen Plasmamasse einer Zelle. Dieser Satz ist sicherlich in vielen Fällen, vor allem auch in den durch Druckwirkungen hergestellten Experimentalfällen, richtig, ein Gesetz ist er aber nicht: von Bergh, zur Strassen, Jennings u. a. sind deutliche Ausnahmen mit Sicherheit beobachtet worden, und im Negativen vermag eben, wie schon bemerkt, bei einfacher Sachlage auch blosse Beobachtung ausschlaggebend zu sein.

---

[1]) Études sur la mérogonie. Arch. Zool. exp. 3 ser. 7. 1899. pag. 383. Nach Delage weisen Larven aus vorkernlosen Eibruchstücken trotzdem die für die Species normale Chromosomenzahl in ihren Blastulazellen auf.

[2]) Vergleiche aber Morgan (18)!

Die Zellteilungsrichtung wird also — wir haben hier zumal die Furchungserscheinungen im Auge — wohl durch das bestimmt, was wir oben die Organisation des Protoplasmas (der Ei- und anderen Zellen) nannten; bisweilen auch mag sie durch richtende „Reize“ irgendwie bestimmt sein: „giebt es doch Myxomyceten, die sich dem Flüssigkeitsstrom entgegen bewegen, warum sollte sich nicht eine Spindel gerade in Richtung des Druckes stellen können?“ (Driesch [11]). Das ist alles, was uns zur Zeit zu sagen erlaubt ist. —

Ganz ebensowenig wissen wir über die Faktoren, welche die Grösse der Teilungsprodukte bestimmen: beim Echinodermenei besitzt nach Morgan (2) das Eiplasma dort, wo sich im 16zelligen Stadium die Mikromeren bilden werden, schon von Anfang der Furchung an eine besondere „Beschaffenheit“, wir werden sie zu jener Mikromerenbildung in Beziehung setzen dürfen. In anderen Fällen teilen sich Zellen typisch ungleich, ohne dass von irgend welchen dazu in Beziehung stehenden primären Differenzen etwas zu sehen wäre (Wilson, Lillie, Jennings, Child, zur Strassen [1], Ziegler [2] u. s. w.), denn Ungleichheiten in der Grösse der Centren (Ziegler [3, 5]) scheinen uns keine primären Differenzen, sondern selbst etwas Abgeleitetes, etwas als Effekt der Erklärung Bedürftiges zu sein. In manchen dieser Fälle dürften, wie wir denken, primärgegebene Differenzen im Eiplasmabau doch vorhanden sein, in anderen Fällen dürften Geschehnisse vorliegen, welche Effekte von differenzierenden Ursachen sind, welche wir erst in einem späteren Abschnitt verstehen lernen werden[1]). —

Dasselbe Nichtwissen herrscht in Sachen der Geschwindigkeit der Zellteilung: warum teilen sich z. B. bei der Furchung die einen Blastomeren rascher als die anderen? Man schob früher, auf Grund rein deskriptiv gewonnener Daten, langsameren Teilungsverlauf oder gar das Unterbleiben von Teilung in gewissen Plasmabezirken auf die Anwesen-

---

[1]) Mit einigen Worten mag hier der sogenannten „Richtungskörper“ gedacht sein: Sie haben keinen typisch-formbildenden Wert, sind gleichsam nur ein Exkret der Eizelle, das diese in einem gewissen Zustand bildet. Der Ort ihrer Bildung dürfte oft ein zufälliger sein, bestimmt durch die zufällig excentrische Lage des Eikerns vor der Reifung; in anderen Fällen dürfte ihn deutlich ausgeprägte Polarität des Eies bestimmen. Über die „Bedeutung“ der Richtungskörper ist nichts mit irgend welcher Sicherheit bekannt. Dafür, dass ihr Plasma dem des Eies nicht gleichartig beschaffen sei, was denn auch die Grössendifferenz erklären dürfte, scheint mir der Umstand zu sprechen, dass sie, meines Wissens, nie befruchtet werden, während solches bei sehr kleinen Eifragmenten noch geschieht. Vielleicht haben Kern und Plasma der Gebilde in der That die Bedeutung von Exkretionen, wie denn Delage (s. vor. Seite) jüngst darauf aufmerksam machte, dass das Plasma unreifer und reifer Eier verschieden sein müsse, da Bruchstücke ersterer nie befruchtet werden. — Aus dem Studium dieser formativ-unbedeutsamen Bildungen Aufschlüsse über die Entstehung formativ-typischer kleiner Zellen zu erwarten, scheint mir aussichtslos.

heit von „Nahrungsdotter", in jenem schon oft warnend hervorgehobenen unbestimmten Sinne des Wortes.

Dass hiermit in gewissen Fällen, wo jenes Wort wohl wirklich das ausdrückt, was es besagt, das richtige getroffen war, zeigte O. Hertwig neuerdings (13) durch einen Versuch: nachdem er durch Centrifugalwirkungen den vegetativen Pol von Froscheiern nahrungsdotterreicher, den animalen protoplasmareicher als normalerweise gemacht hatte, furchten sich die Versuchsobjekte „partiell", d. h. im vegetativen Abschnitt unterblieb die Plasmazerklüftung[1]). Die Entwickelung wurde durch dieses Vorgehen weder aufgehoben noch wesentlich gestört.

Es sind aber, freilich nur deskriptiv, seitens der oben erwähnten Forscher eine Reihe von Fällen bekannt geworden, in denen Zellen ohne irgend welchen sichtbaren „Nahrungsdotter" sich eine ganze Weile hindurch nicht und dann plötzlich doch, und wohl gar ganz typisch, teilen, in anderen Fällen teilen sich mit irgend welchen Körnchen versehene Zellen wohl gar rascher als solche, die von ihnen frei sind (Child).

Alles in allem also können wir sagen: das Wort Nahrungsdotter hat nur in gewissen Fällen einen wirklichen Sinn und seine Beziehung zur Geschwindigkeit oder Art der Zellteilung existiert nur in eben diesen Fällen; im übrigen müssen wir gestehen, gar nichts über die die Teilungsgeschwindigkeit beeinflussenden Faktoren zu wissen und können nur, wie oben, vermuten, dass auch hier Folgen einer Plasmaorganisation oder aber jener später zu studierenden differenzierenden Geschehensart vorlägen.

ζ) Wachstum.

Neben der Zellteilung ist das Wachstum die Grundlage der Ontogenese. Oben ist erörtert worden, in welchen Fällen es rein der Effekt osmotischer Wirkungen, also von den osmotischen Verhältnissen der Aussenwelt abhängig ist (Herbst), oder wie weit osmotische Verhältnisse wenigstens zu seinen Vorbedingungen gehören (Loeb, Davenport, s. auch Sachs, Pfeffer).

Im übrigen ist tierisches Wachstum viel weniger Gegenstand der Untersuchung gewesen als pflanzliches, wenigstens soweit die eigentliche Ausbildung lebender Substanz in Frage kommt, und so ist denn auch die Frage nach „Apposition" oder „Intussusception", die botanischerseits wohl im Sinne eines Kompromisses entschieden ist, hier nie so akut geworden.

Für die Ontogenese ist Wachstum nur ein Mittel, ihr Hauptkennzeichen ist typische Verteilung des Wachstums. Mag das Wachstumsgeschehnis selbst im einzelnen Falle nun ein osmotisches Wachstum

[1]) Vgl. hiermit auch einen Befund von Patten an Eiern von Limulus.

sein, wie wohl bei vielen ersten Entwickelungsvorgängen (s. o. Herbst), oder mag es organisches Wachstum sein und etwa nur osmotisches Wachstum („Dehnung") zur Voraussetzung haben, immer wird das, von dem es als letzt Gegebenem und eben durch den eigentlich differenzierenden Faktor Insceniertem in seinem Eintritt abhängt, eine chemische Veränderung des Ortes, an dem, genauer gesagt der Zellen, an denen es auftreten soll, sein. Besser sagen wir wohl eine Veränderung mit chemischem Effekt, denn, ob das zu ihr führende Geschehen selbst „chemisch" und nicht vielmehr „vital" zu nennen ist, das wissen wir jedenfalls nicht, vielleicht wissen wir sogar das Gegenteil.

η) Allgemeines.

Auf chemischer Grundlage, besser gesagt auf Grundlage mit chemischen Effekten, spielen sich aber nicht nur das Wachstum ab, sondern auch, wie wir sahen, Bewegungsvorgänge, indem hier eben durch innere chemische Effekte die Oberflächenspannung lokal modifiziert wird, und, wie ohne weiteres klar ist, sekretive Vorgänge; von der Zellteilung vermögen wir Entsprechendes zur Zeit nicht zu sagen.

Jedenfalls also stellen sich durch chemische Effekte gekennzeichnete Vorgänge ganz vorwiegend, wenn nicht überhaupt ausschliesslich, als „innere physiologische Mittel" der Ontogenese dar; der physikalische Charakter der embryonalen Teile ist eine direkte Folge dieser, indem eben jeder chemische Körper durch physikalische Konstanten gekennzeichnet ist, und das eigentlich Morphologische ist wieder eine Folge des Physikalischen.

Das alles aber bedeutet keine Auflösung der Ontogenese in Physik und in Chemie, denn wir führten das Morphologische und Physikalische nur auf „chemisch charakterisierte" Effekte zurück, diese Effekte aber nicht auf „chemisches Geschehen".

b) Physikalische Mittel.

α) Begriff.

Aus den chemischen Effekten der inneren physiologischen Mittel der Ontogenese ergeben sich, wie wir hervorhoben, besondere physikalische Eigenschaften der embryonalen Teile: das was nachweislich von diesen letzteren abhängt im Lauf des ontogenetischen Formgeschehens soll nun im folgenden kurz zur Sprache gebracht werden. Dass wir hier, wie überall, aus praktischen Gründen künstlich trennen, was in der Natur eng verbunden ist, wollen wir keinen Augenblick leugnen.

β) Osmose.

Zellen und von Zellen umkleidete Hohlräume des Organismus können osmotische Systeme sein, das wird ohne weiteres bewiesen durch ihre starke Beeinflussbarkeit von Änderungen der äusseren osmotischen Verhältnisse aus. Ist doch die physikalische Theorie der Osmose recht eigentlich von der Biologie ausgegangen.

In anderem Rahmen, als wir von den äusseren Mitteln der Ontogenese und zwar von ihrer energetischen Bedeutung handelten, ist der Bedeutung osmotischer Vorgänge für die Ontogenese schon gedacht worden; es geschah das dort, weil der osmotische Druck immer eine Grösse ist, die in enger Beziehung steht zur Umgebung; deshalb zählten wir osmotische ontogenetische Mittel den äusseren Mitteln zu, hier müssen sie aber wiederum zur Sprache kommen, da sie in gewissem Sinne auch innere Mittel sind: können doch unsere künstlichen Trennungen der Naturvorgänge nie ganz scharf sein.

Im übrigen mag an das oben Gesagte erinnert sein und hier nur kurz rekapituliert werden, dass sowohl das Gesamtwachstum, sei es durch Druckverhältnisse in den Zellen (Loeb [2] Tubularia) oder in embryonalen Hohlräumen (Herbst [3] Echinidenkeim) vermittelt, wie auch lokalisiertes zu Differenzierung führendes Wachstum (Herbst [3]) osmotische Verhältnisse zur Voraussetzung haben kann.

Auch von Massenkorrelationen, welche oben kurz erörtert sind, könnte hier noch einmal die Rede sein.

γ) Oberflächenspannung.

Im vorigen Abschnitte, der von den physiologischen inneren Mitteln der Ontogenese handelte, musste bisweilen schon eines nicht physiologischen Faktors, nämlich der Oberflächenspannung gedacht werden, sie erschien aber dort immer nur als Folge physiologischen Geschehens, mithin als etwas sekundäres. Hier sollen uns nun die kapillaren Eigenschaften der Zellen, soweit sie formgestaltend sind, als etwas gleichsam primäres beschäftigen, obschon wir sehen werden, dass eine Kombination mit Physiologischem auch hier vorliegt. Wir wollen hier von morphologischen Eigenschaften von Zellkomplexen, welche die Kapillaritätsgesetze zur Grundlage haben, reden.

Anknüpfend an Sachs's Gesetz der rechtwinkligen Schneidung, das von Rauber (2, 3) auch auf tierische Objekte angewandt war, versuchte als erster Berthold die Anordnung der Zellen in Pflanzengeweben als dem von Plateau formulierten „Gesetz der kleinsten Flächen" unterstehend darzuthun: ihre Ordnung geschieht derart, dass unter den gegebenen Bedingungen die Summe ihrer Flächen ein Minimum wird, bei

gegebenem Rauminhalt jeder einzelnen Zelle. Ich lenke die Aufmerksamkeit schon hier besonders auf die Worte „unter den gegebenen Bedingungen", sie werden später besondere Wichtigkeit erlangen.

Bertholds Gesichtspunkte wurden von Dreyer (1) auf die Struktur der Radiolariensarkode und andere Fälle angewandt, Bütschli und Quincke bauten bekanntlich auf gleicher Basis ihre Theorie der Protoplasmastruktur auf. Auf die Anordnung von Furchungsstadien haben Chabry (1) und ich (4, 9) den Satz von den kleinsten Flächen und die Kapillaritätsgesetze zuerst angewandt, später auch E. B. Wilson (1): durch Betrachtung der verschiedenartigsten Furchungsbilder wurden wir dazu geleitet.

Ich selbst betonte besonders, dass das genannte Prinzip nur Anwendung fände auf die Gesamtheit der Wände der Zellen und nur „soweit es die Bedingungen des Systems gestatten", dass es aber nicht besage, jede neu auftretende einzelne Zellwand müsse den Raum, welchen sie teilt, als Minimalfläche, d. h. als kleinste aller ihn teilen könnenden Flächen, teilen; von der Stellung jeder neuen Zellwand wussten wir vielmehr, dass sie senkrecht zur Kernteilungsspindel erfolge, dass sie für sich also eine Minimalfläche in dem eben definierten Sinne nur sein könne, wenn erstens die Hertwigsche Teilungsregel gültig, und wenn zweitens der kleinste Zelldurchmesser senkrecht auf den grössten gestellt sei. Wenn das nicht der Fall war, — und dass es nicht immer der Fall sei, wusste man — dann musste sich ein nur relativer Minimum-Charakter der Gesamtheit der Teilungsflächen, also ein Minimum-Charakter derselben, soweit es die ‚Bedingungen" gestatteten, wenigstens temporär, für eine Zeit lang, bis zu erfolgtem Ausgleich zum absoluten Minimum, erwarten lassen.

Solcher „Ausgleich" relativer Minima zu absoluten sei freilich, so bemerkte ich, nur bei Statthaben reiner Kapillaritätswirkung zu erwarten, sonst nicht.

Hier kommt denn also schon ein neuer Faktor in den betrachteten Erscheinungskomplex hinein, der seine Übersichtlichkeit erschwert.

Naturgemäss ist das Inkrafttreten von Oberflächenspannungsgesetzen nur zu erwarten an Objekten, welche wirklich flüssig sind, sonst nicht; man wird aber das Ausbleiben des Inkrafttretens jener Gesetze an nichtflüssigen Objekten nicht „Ausnahmen" von den Gesetzen nennen, dann könnte man auch die Thatsache, dass Wasser einen Raum, in dem es sich befindet, nicht gleichmässig und vollkommen erfüllt, eine „Ausnahme" von den Gasgesetzen nennen.

Wann sind nun die betrachteten Zellkomplexe flüssige Körperkomplexe? Schon Zimmermann hat darauf hingewiesen, dass Pflanzenzellen nur in sehr jungem Stadium als flüssig zu bezeichnende Oberflächen aufweisen,

später nicht; da wird man sich nicht wundern dürfen, wenn Komplexe solcher Zellen oft relative Minima darstellen. Dass sie andererseits nie durchaus vom Minimalflächenprinzip abweichen, rührt nach Zimmermann daher, dass auch die elastischen Spannungsverhältnisse, denen Pflanzenzellen ausgesetzt sind, ein relatives Minimalflächenarrangement herzustellen streben.

Bei Komplexen pflanzlicher Zellen also erlauben „die Bedingungen des Systems" das Auftreten absoluter Minima der Flächengesamtheit oft nicht. In ontogenetischen Furchungsstadien andererseits lag für Chabry und mich kein Grund vor, etwas anderes als Komplexe mit flüssigen Konstituenten zu erblicken, und so waren wir denn der Ansicht, dass hier die Anordnung der reinen Wirkung von Kapillargesetzen unterstellt sei; speziell ich sprach es aus, dass ich den Gesamthabitus der Furchungsbilder durch jene Gesetze für „erklärt" erachtete, dass sie „der Rahmen" seien, innerhalb dessen sich das Geschehen abspiele. Besonders die sogenannten „Brechungsfurchen" an Furchungsbildern waren Stützen meiner Ansicht und ich sprach geradezu die Vermutung aus, es möchten, wo solche nicht gezeichnet seien, wohl kleine Fehler vorliegen, da man eben auf diese Dinge nicht geachtet habe.

Einem eingehenden experimentellen und physikalisch-kontrollierenden Studium wurden dann die Anordnungsgesetze von Furchungs- und von Blastulazellen unterzogen seitens Roux und zwar am Ei von Rana fusca und teilweise auch R. esculenta, nachdem derselbe Forscher Annäherungserscheinungen isolierter Embryonalzellen an Rana fusca schon früher konstatiert und studiert hatte.

Es ist wahrlich nicht leicht aus den sehr breit gehaltenen, nicht sehr übersichtlich gegliederten drei grossen Abhandlungen Roux's (19, 21, 22) die eigentliche Quintessenz dessen, was er eigentlich konstatiert hat, herauszuschälen, umsomehr, als die Ansichten dieses Forschers über „Teilungen des Idioplasson" und „Aktivierung von Reserveidioplasson" immer in die Deutung der Beobachtungen hineinspielen (z. B. [22] pag. 5). So bin ich denn von vornherein überzeugt, dass Roux mit der folgenden kurzen Darlegung zum mindesten nicht völlig einverstanden sein wird.

Ehe wir auf den Inhalt der Rouxschen Arbeiten eingehen, müssen wir einiges über ihre Terminologie sagen und einen dringenden Wunsch an die Erörterung dieser Terminologie knüpfen, nämlich den, dass ihr Autor selbst sich kurzer Hand entschliessen möge, sie wieder abzuschaffen, ehe sie sich noch mehr in der Litteratur verbreitet, als es schon der Fall ist. Wenn er hier vorangeht, werden jene, die sich jetzt jener Terminologie bedienen, bald nachfolgen. Es geht eben nicht an, und muss die ärgste Konfusion im Gefolge haben, wenn alte, in der Wissenschaft eingebürgerte Termini technici plötzlich in ganz anderem Sinne gebraucht werden.

Die Botaniker nannten „Taxis" das geordnete Wandern frei beweglicher Organismen oder Organismenteile auf Reizquellen hin; Roux nennt „Taxis" jede Art der Ordnung von Zellen.

Die Botaniker nannten „Tropismus" das geordnete Wachsen von Organismenteilen auf Reizquellen hin; Roux nennt „Tropismus" das Sich-Bewegen isolierter Zellen auf einander zu.

Ferner führt Roux die Worte „Cytarme", „Cytochorismus" und „Cytolisthesis" ein.

Was sollen hier überhaupt diese Ausdrücke? Sie erwecken immer den Anschein, als handle es sich um irgend welche fundamentale Art von Gesetzlichkeit, die ermittelt sei, und zwar um eine Gesetzlichkeit von definitiv oder doch provisorisch elementarem Charakter. Solches ist freilich bei der „Chemotaxis", dem „Heliotropismus" und „Geotropismus", aber doch wahrlich nicht bei den von Roux beobachteten Vorgängen an Furchungszellen der Rana fusca der Fall. Wenigstens wissen wir nicht, dass es der Fall sei; wir persönlich glauben es nicht.

So sind denn die Namen auf alle Fälle nicht nützlich, vielleicht sogar schädlich, wie es nur allzuleicht „Namen" überhaupt sind. Sehen wir also jedenfalls von ihrer Anwendung ab[1]).

Was nun die Anordnung von Zellen bei Rana angeht, so hat meines Erachtens Roux konstatiert, dass sie sich im grossen und ganzen immer dem Minimalflächenprinzip entsprechend ordnen; das gilt sowohl von der Anordnung beliebig isolierter Blastulazellen, wie von solcher der Furchungsbilder, mögen deren Elemente intakt oder teilweise durch Anstich und Substanzaustritt künstlich verkleinert sein.

Sagt doch auch Roux selbst gegen zur Strassen (1): „Alle die vorstehend geschilderten, an den Furchungszellen beobachteten Vorgänge der Zusammenfügung, Trennung und der verschiedenen Arten des Gleitens sowie die durch sie hervorgebrachten Formänderungen der aus ihnen zusammengesetzten Komplexe, und die meisten anderen spezifisch organischen Zellenumordnungen und Anordnungen können durch die Oberflächenspannung „vollzogen" werden."

Ich denke, dieser Satz bedeutet dasselbe, als wenn ich die Oberflächenspannungsgesetze „den Rahmen, innerhalb dessen sich das Geschehen abspielt" nenne, und wenn ich sage: sie wirken, „soweit es die Bedingungen des Systems gestatten".

1) Noch viel überflüssiger erscheinen uns die von Kromayer eingeführten neuen Namen für deskriptiv, nicht analytisch, gewonnene Sammelbegriffe. Die Arbeit des genannten Forschers bietet überhaupt nur deskriptiv gewonnene Wahrscheinlichkeiten, aber kein einziges Beispiel einer analytisch-experimentell wirklich eruierten Abhängigkeit.



Seltsam freilich kontrastiert mit jenem Satz manche Stelle der gegen mich, der ich inhaltlich dasselbe sagte, gerichteten Polemik; seltsam auch ein anderer Satz: „Es ist ein . . . besonders wertvolles Ergebnis, dass ein Komplex von einfachen Komponenten, welcher bestimmten tierischen Gestaltungen täuschend ähnliche Wirkungen hervorruft, und für dessen thatsächliches Wirken im Froschei sichere Gründe vorliegen (nämlich die Oberflächenspannung, Ref.), bei genauerer Prüfung gleichwohl sich nur als von relativ untergeordneter Wirkung gegenüber anderen ganz oder fast dasselbe hervorbringenden spezifisch-organischen komplexen Komponenten erwiesen hat.“

Hat sich ein „anderer“ Komponent wirklich als „ganz oder fast dasselbe“ wie die Oberflächenspannung hervorbringend erwiesen? Oben redete doch auch Roux von einem „Vollziehen“ durch die Oberflächenspannung.

Sollten sich nicht alle Befunde, welche Roux zu seinem zweiten Ausspruche veranlassten, der in so seltsamer Form der Wirkung der Oberflächenspannung etwas anderes gegenüber stellt, auffassen lassen als Folgen der an seinen Objekten vorliegenden „Bedingungen des Systems“, sodass wir eben kurz und klar sagen könnten: „die Oberflächenspannung wirkt, so weit es die Bedingungen gestatten“ und nur anzugeben hätten, was denn die „Bedingungen“ seien? Damit wäre ein Faktor neben die Oberflächenspannung gestellt, aber nicht ihr gegenüber.

Vergegenwärtigen wir uns zur Prüfung dieser Frage zunächst die wesentlichsten Abweichungen der Rouxschen Befunde von den „reinen“ Plateauschen Gesetzen und fragen wir uns dann, was wir über die „Bedingungen“ seiner Versuchsobjekte aussagen können.

Wenn drei ungleich grosse Seifenblasen eine Kante gemeinsam haben, so wird die Grösse der drei Winkel an dieser Kante „durch die relative Grösse der Blasen bestimmt“; nach Anstich und Verkleinerung einer der vier ersten Furchungszellen des Froscheies unterblieb „in manchen Fällen“ eine dem erörterten physikalischen Verhalten entsprechende Umordnung; die Winkelverhältnisse waren also hier nicht die „reiner“ Plateauscher Figuren und ähnliches war auch in anderen Versuchsanordnungen der Fall.

War von zwei ungleich grossen Zellen die eine in die andere eingewölbt (bei der „Cytarme“), so war nicht immer die kleinere in die grössere gewölbt, wie es im Sinne „reiner“ Plateauscher Figuren hätte sein müssen.

Gleiten der Zellen fand oft nach anderer Seite hin statt als in Analogie mit dem Gleiten von Seifenblasen zu erwarten gewesen wäre.

Die im Sinne „reiner“ Plateauscher Figuren unmögliche Vierflächenkante bildete sich bisweilen, wenn auch nicht als definitives, sondern

als Durchgangsstadium, konnte aber immerhin in einigen Fällen bis zu 35 Minuten erhalten bleiben.

Hiermit sind wohl die wichtigsten Abweichungen von „reinen“ Plateauschen Figuren geschildert, welche Roux zu Gesicht bekam.

Welches sind nun die „Bedingungen“ der Systeme, welche er untersuchte? Die Plateauschen Figuren gelten für ein homogenes Material, für „homogene Oberflächen“, d. h. für ein Material, an dem jede Fläche sowohl in sich wie in Vergleich mit jeder anderen homogen ist. Wenn nun „anomogene“ Oberflächen irgend welcher Art vorliegen, so wird man ihre reine Gültigkeit natürlich gar nicht erwarten können, sondern in dem, was auftritt, die Resultante aus ihnen und jenen in der Anomogeneität gegebenen Anordnungsfaktoren erblicken.

Es ist nun klar, dass Zellen der Blastula oder Morula des Frosches schon allein, weil sie differente centrale und periphere Oberflächen besitzen, jede für sich genommen, keine Körper mit homogenen Oberflächen darstellen: der Grad von „Flüssigsein“ der Oberfläche dürfte an ersten Furchungszellen des Froscheies aussen und innen am Ei sehr wesentlich different sein; ferner ist verschieden starke Schädigung der zu Gleitversuchen verwendeten isolierten Zellen wohl mit Sicherheit anzunehmen, bis zu völligem Absterben hin; damit wäre natürlich eine neue Art der Anomogeneität bezüglich der verschiedenen Zellindividuen gegeben.

Kurz: wir dürfen die Geltung „reiner“ Plateauscher Gesetze bei der Orientierung von Furchungs- oder Blastulazellen des Frosches gar nicht erwarten, die „Bedingungen“ der studierten Systeme sind andererseits aber hier so wenig deutlich zu übersehen, dass wir nicht bestimmt sagen können, was wir eigentlich erwarten dürfen.

Solches scheint mir das eigentliche Resultat der Rouxschen Studien zu sein; ein sehr wesentliches Resultat dünkt es uns nicht; man hätte es wohl vorhersagen können, und gerade Zellen des Froscheies mussten von allem Anfang an als ein für Studien über Kapillaritätsäusserungen an Embryonalzellen recht ungeeignetes Material erscheinen, viel ungeeigneter als etwa solche von Echinodermen oder Ascidien, bei denen die Plateauschen Gesetze wohl viel „reiner“ zur Geltung kommen möchten.

Seltsam ist nun das eine, dass nämlich Roux selbst an manchen Stellen seiner Arbeiten ganz dasselbe sagt, was sich einer unbefangenen Prüfung seiner Versuchsergebnisse, wie der unseren, ergeben muss und ergeben hat:

„Die Plateauschen Gesetze beziehen sich bloss auf homogene Oberflächen.“ „In dem Masse als die Oberflächenspannung benachbarter zusammenhängender Teile anomogen, ungleichartig ist, hört auch

die diesen Gesetzen entsprechende gestaltende Wirkungsweise der Oberflächenspannung auf."

„Alle die erwähnten Gestaltungen können durch die Oberflächenspannung ‚vollzogen' werden, sofern die Oberflächenspannungen der einzelnen Zellen resp. einzelner Stellen der Zellen entsprechend verschieden sind."

Gut; das sagen wir auch, aber das besagt recht wenig.

Namentlich beweist das alles für denjenigen Zweck, der Roux besonders am Herzen liegt, für den Anteil des Gleitens u. s. w. an typischen ontogenetischen Ausgestaltungen gar nichts, womit nicht gesagt sein soll, dass jenen Erscheinungen kein solcher Anteil zukomme. Aber in Roux' Versuchsanordnungen sind für die „Anomogenität" und daher für die Abweichungen von Plateauschen Figuren verantwortlich: einmal gewisse physikalische, beim Froschei von jedem vorauszusagende Baudifferenzen der Zellen in Hinsicht ihrer Oberflächen, zumal in Bezug auf den Grad des Flüssigseins, und zweitens ein mehr oder weniger hoher Grad des Geschädigtseins der Elemente bis zum Absterben hin, welche Faktoren Roux übrigens selbst bisweilen mit in Rechnung zieht. Dazu dürfte als physiologischer Faktor der fortlaufende Stoffwechsel im Zellinnern kommen, der, wo die Zelle nicht ganz symmetrisch gebaut ist, natürlich auch nicht „homogen" verläuft. Alle diese Faktoren sind durchaus nichts Typisches, sie allein sind aber das von Roux Nachgewiesene; was er von „zusammengehörigen Zellen" von „qualitativem Zusammenpassen" und ähnlichen Dingen sagt, ist alles nicht bewiesen, sondern reiner Ausfluss seiner aprioristischen Theorie von der Entwickelung[1]); die „qualitativ-ungleiche Kernteilung" als Postulat spielt ihre Rolle dabei.

Doch kehren wir zurück in unsern Betrachtungen auf einen früheren Punkt, und fragen wir uns, nachdem wir eingesehen zu haben glauben, dass Roux eigentlich keine andere Deutungsauffassung seiner Versuchsergebnisse hat als wir, warum er denn jenen merkwürdigen Satz schrieb von den „anderen, spezifisch organischen Komponenten", welche „ganz oder fast dasselbe" wie die Oberflächenspannung hervorbringen sollen.

Genaueres Studium seines Textes zeigt uns, dass er mit jenen Faktoren die Bestimmung der Richtung der Zellteilung meint.

[1]) Born (4) operiert in der Schilderung seiner Verwachsungsversuche stark mit den von Roux geschaffenen, im Text erörterten Begriffen; mit welchem Recht, soll hier nicht untersucht werden. — Wenn nach Born beliebige Querschnitte des Darmes, der Gefässe und des Centralnervensystems glatt mit einander verwachsen, so spielt hier der gleiche histologische (physiologische) Charakter offenbar eine Rolle. Das wäre freilich ein gewisser „elektiver" Faktor, aber ein durchaus handgreiflicher, kein aprioristisch konstruierter unnachweislicher.



Es soll „eine Identität" bestehen zwischen dem, was diese Faktoren leisten und „denjenigen Richtungen und Lageverhältnissen, welche die Trennungsebenen der Teilgebilde, nach der Teilung, infolge der durch die konzentrische Pressung, das Rundungsbestreben und die relative Grösse der Zellen gegebenen Verhältnissen anzunehmen streben."

Das ist richtig, scheint mir aber nicht neu. Wie oben mitgeteilt, habe ich früher schon für das Auftreten jeder einzelnen Zellwand physiologische Gründe, eben die Zellteilungsregeln (s. o. pag. 754), herangezogen und nur für die nachträglich regulierte Konfiguration ganzer Komplexe die Oberflächenspannung verantwortlich gemacht. Ja, ich unterliess nicht, besonders zu betonen, dass aus der Kombination dieser beiden Faktoren in Fällen, wo wegen der „Systembedingungen" z. B. dem nicht-flüssigen oder zähflüssigen Zustand der Oberflächen[1]) (cf. Zimmermann) die Kapillarität sich nicht frei äussern könne, relative Minima an Stelle absoluter oft zu erwarten seien, mit Sicherheit allemal dann, wenn die Hertwigsche „Teilungsregel" nicht gilt.

„Wir glauben somit das Prinzip der kleinsten Flächen in zwei Komponenten verschiedener Natur aufgelöst zu haben." (Driesch [9] pag. 29.) O. Hertwig (6) hat die in diesem Satz von mir ausgedrückte Auffassung einmal durchaus zutreffend interpretiert und im ganzen gebilligt.

Also auch mit jener anderen Einschränkung, die Roux ausser mit der in der Anomogeneität des Materials begründeten dem Wirken „reiner" Oberflächenspannungsgesetze an der Konfiguration von Zellkomplexen macht, hat er wesentlich Neues weder ausgesagt noch bewiesen. —

Ehe wir kurz und endgültig kennzeichnen wollen, was denn die Gesamtheit der Rouxschen Forschungen an Zellkomplexen eigentlich für die Ontogenese bedeuten, müssen wir zunächst noch der Untersuchungsreihen gedenken, welche im vorigen noch unerwähnt blieben.

Über das Sich-Aneinanderfügen („Cytarme") und das Sichtrennen („Cytochorismus") von Zellen sagt Roux selbst, dass in ersterem Fall die Oberflächenspannung in den Berührungsflächen der betreffenden Zellen erheblich geringer sei als in den freien Oberflächen derselben, in letzterem umgekehrt. Beide Fälle bieten also nichts prinzipiell Neues oder, wenn wir für Einzelheiten noch die Annahme von Anomogeneitäten hinzuziehen, Unverständliches, bedürfen also aus keinem Grunde irgendwelcher Art besonderer griechischer Namen. Festes Aneinanderfügen von Körpern mit kapillaren Oberflächen, wie es im „Ruhestadium" von Furchungsabläufen

---

[1]) Es wäre auch zu erwägen, ob nicht der osmotische Druck in der Furchungshöhle der Äusserung der Kapillaritätsgesetze als „Systembedingung" entgegenwirken könnte. Auch Roux deutet solches einmal an.



sich so oft findet, kommt überdies nach Roux auch an Seifenblasen und den Eihüllen der Frösche und Knochenfische, also an anorganischem Material, ganz ebenso vor.

Der periodische Wechsel von Zellanschluss und Zelltrennung beim Furchungsverlauf dürfte prinzipiell auf Grund der mit den jedesmaligen Teilungen verbundenen Änderungen des Zellinnern verständlich sein. —

Es bleibt uns die Serie der Rouxschen Forschungen, welche sich mit der Näherung isolierter Zellen gegeneinander beschäftigt („Cytotropismus"):

Die Näherung ist gegenseitig, ist ein Kriechen, geschieht nur auf Distanzen, welche geringer als die Zelldurchmesser sind; sie liess sich nur bei Zellen von Rana fusca konstatieren.

Roux sieht in diesen Vorgängen eine Äusserung der von Pfeffer entdeckten Chemotaxis, doch muss er selbst zugeben, da ja die auf eine andere reagierende Zelle selbst von dem reizenden „Stoff" umgeben wäre, dass die Bewegung nicht in Richtung der stärksten Konzentrationszunahme des reizenden Mediums, sondern in derjenigen der geringsten Konzentrationsabnahme erfolge; gewiss eine sehr künstliche Auffassung.

Uns scheint es, zumal wegen des geringen Distanzmasses[1], auf das hin allein die Näherungen geschehen, viel näher liegend, in diesen Näherungen rein kapillare Bewegungserscheinungen zu erblicken. Jedenfalls möchten wir die Aufmerksamkeit etwaiger Nachuntersucher auf diese Möglichkeit hinlenken; freilich müssten zur fruchtbaren In-Angriffnahme wohl auch vorerst physikalisch die Bewegungserscheinungen von Flüssigkeitstropfen, welche, in einer anderen Flüssigkeit befindlich, einem festen Körper aufliegen, studiert werden.

Wir fassen Roux's Resultate über die Näherung von Zellen möglichst günstig[2] auf: O. Hertwig (10) sieht in ihnen bekanntlich — aber offenbar mit Unrecht — vorwiegend den Ausfluss von Fehlerquellen der Versuchsanordnung.

Nach unserer Auffassung würden sie auch der Ausfluss kapillarer Wirkungsweisen seien. —

So wären wir denn endlich soweit, dass wir uns allgemein fragen

[1]) Aber auch aus anderen Gründen. Die Thatsachen, dass jene Näherungen nur bei Rana fusca, nicht aber bei Rana esculenta und Bombinator beobachtet wurden, gegen Ende der Laichperioden sogar auch bei ersterer Species nicht, sprechen durchaus gegen eine Deutung derselben im Sinne der Chemotaxis und für eine Auffassung, welche in ihnen physikalische Nebenwirkungen und zwar gleichsam zufälliger Art, sieht. Denn dass ihnen keine grosse formbildende Bedeutung zukommt, scheint mir auch aus den eben erwähnten Fakten hervorzugehen.

[2]) Die vorläufigen Mitteilungen Rhumblers (1) über „Cytotropismus" scheinen



können, was die Kapillarität als inneres Mittel physikalischen Charakters für die Ontogenese bedeute.

Wenn wir diesen Anteil der Oberflächenspannung an der Ausgestaltung tierischer Keime präcisieren wollen, so müssen wir von Anfang an offen bekennen, dass uns für ihn durch Roux's Versuche, deren Wichtigkeit an und für sich wir damit in keiner Weise herabsetzen wollen, in dieser Hinsicht gerade gar nichts bewiesen ist. Denn Roux hat Typisches im Wirken jenes Faktors gerade gar nicht konstatiert; wo er „Anomogenes" konstatierte, lässt sich diesem immer ein gleichsam zufälliger Charakter zuschreiben, allein mit Ausnahme jenes konstatierten Anteils der Teilungsrichtungen am Furchungstypus. —

Wenn nun aber hinsichtlich der Beziehung, in welcher Umordnungen und Ordnungen von Elementen mit Hülfe der Kapillarität zur typischen Ausgestaltung stehen können, durch das Experiment gar nichts oder doch so gut wie gar nichts bewiesen ist, so existiert darum doch solche Beziehung kapillarer Umordnungen zu Typischem. Das konnte man auch schon vor der besonders auf diesen Zweck gerichteten Arbeit zur Strassens [1], wenigstens ganz im allgemeinen, aus der Analyse jeder weniger durch Wachstums als durch Zellumordnungsvorgänge („epibolische Gastrula") geschehenden Ontogenese entnehmen. Dass eben alle ontogenetischen Geschehnisse „zweckmässig" oder „zielstrebig" sind, das haben uns schon Kant und v. Baer gelehrt, und das habe ich (18, 10, 22) als lange vergessene Wahrheit, wiederholt eingehend ausgeführt: sind die ontogenetischen Vorgänge typische Zellumlagerungsvorgänge, so gilt das Gesagte natürlich in Bezug auf sie, wie es sonst in Bezug auf typisch verteilte Wachstumsvorgänge gilt.

---

mir an dem Gesagten nichts zu ändern. Dass tote Zellen sich einander nicht nähern, kann in der veränderten, geronnenen, nicht mehr flüssigen Beschaffenheit derselben seinen Grund haben.

Beweisgründe für die Auffassung der Rouxschen Zellnäherungen als Ausflüsse der Chemotaxis bringt Rhumbler nicht bei: bei konjugierenden Protisten und erst recht in den Befruchtungsphänomenen mögen freilich chemotaktische Erscheinungen vorliegen; hier sind die beteiligten Zellindividuen verschieden; ja dafür, dass sie eben „verschieden" sind, möchte ich, selbst bei äusserlicher Gleichheit, ihre gegenseitige Näherung geradezu als Beweis ansehen. Die Näherung ist hier meist nicht an eine so kleine Distanz gebunden; wo sie das ist, wird mir freilich auch hier die Chemotaxis fraglich.

Aber zwischen gleichartigen Zellen ist Chemotaxis ein Unding, zumal wenn noch anderes gegen sie und für eine andere Auffassung der Sachlage spricht.

Nachtrag: Neuerdings [2. III.] sucht Rhumbler den „Cytotropismus" folgendermassen zu erklären: durch die sie umgebenden eignen Stoffwechselprodukte wird die Oberflächenspannung der Zellen herabgesetzt, am meisten an einander zugewandten Stellen; infolge dessen erfolgt (kapillar) die Näherung.

Es ist klar, dass damit der „Cytotropismus" aufhörte Chemotaxis zu sein und zu einer rein physikalischen Erscheinung wird.

Freilich, wie im einzelnen das Typische der Umlagerungsgeschehnisse, also in letzter Instanz die Schaffung des Anomogenen an Zellen, geschieht, das könnten wir wohl nur durch Experimentaluntersuchungen erfahren, obwohl wir es durch die Rouxschen nicht erfahren haben, das lehrt uns auch die deskriptive Arbeit zur Strassens nicht; sie lehrt uns also prinzipiell nichts, das wir nicht schon wussten, und wenn ihr Autor neuerdings (2) meint, durch das Wort „Instinkt" in seiner Anwendung auf ontogenetische Vorgänge etwas besonderes zu leisten, so ist dem zu entgegnen, dass schon Schopenhauer diesen nicht viel mehr als das bloss Teleologische des Vorganges ausdrückenden Begriff auf Gestaltungsvorgänge anwandte[1]), und dass die Art, wie zur Strassen diesen Begriff anwendet, geradezu falsch ist: denn er übersieht, dass zum Geschehen einer „instinktiven" Handlung nicht nur ein „instinktbesitzendes" Etwas, sondern auch ein auf dieses Etwas wirkender Reiz notwendig ist; „von selbst" geschehen weder Instinkthandlungen noch Differenzierungen (s. auch pag. 744).

Doch kommen wir zum Schlusse dieses schon über Gebühr lang gewordenen Abschnittes:

Wir wissen, dass Zellumordnungs- und Ordnungsvorgänge der verschiedensten Art mit Hülfe von Kapillaritätswirkungen zustande kommen können, und dass für das „Wie" des Zustandekommens die Beschaffenheit der kapillaren Oberflächen, ihre Homogenität oder Anomogenität sowohl hinsichtlich der Teile einer Zelle wie hinsichtlich verschiedener Zellen ein wesentlicher Faktor ist. Das Verdienst dieses umfassend und eingehend erwiesen zu haben, gebührt neben Anderen wesentlich Roux.

Wir können sagen: Ordnungs- und Umordnungsvorgänge von Zellen geschehen nach den Kapillaritätsgesetzen, soweit es die Bedingungen des Systems jedesmal gestatten.

Wir schliessen aus Ontogenesen, in denen Typisches auf Grund von Zellumordnungen geschieht, dass die Kapillarität, ebenso wie osmotische Verhältnisse, in den Dienst typischer Differenzierungsvorgänge gestellt werden, dass also die Kapillarität in Wahrheit ein Mittel der Ontogenese sein könne.

Über die Art, wie dieses Mittel verwandt wird, können wir nur ganz allgemein reden und wohl sagen, dass die Verwendung geschehe in der Weise, dass auf Grund der Organisation des Eies, oder

---

[1]) Betreffs der Anwendung des Wortes „Instinkt" ist weiter zu bemerken, dass sie im Sinne zur Strassens eigentlich als durchaus überflüssig und geradezu irreleitend und Konfusion stiftend bezeichnet werden muss, denn er weiss ja, dass Instinkt nur „der Ausfluss feinster anatomischer Besonderheiten" sei. Wir freilich „wissen" das nicht.

durch andere Ursachen, deren Natur wir später erforschen wollen, „Bedingungen" geschaffen werden, bestehend in Schaffung von Anomogeneitäten, sei es hinsichtlich der Teile einer Zelle verglichen unter sich[1]), sei es in Bezug auf verschiedene Zellen, kraft deren die Äusserungen der Oberflächenspannung so erfolgen, wie es eben für das Typische nötig ist.

Jene „Anomogeneitäten", jene typisch lokalisierten spezifischen Oberflächen-„Konstanten"[2]) schaffen die Zellen, ebenso wie sie Teilungsrichtungen schaffen, als „aktive" Leistung, aber nicht als „Selbstleistung", die ohne äussere Ursache wäre, sondern eben als Effekte auf die oben ganz allgemein gekennzeichneten Ursachsarten, und was dann auf Grund der auf eine Ursache hin geschaffenen Anomogeneität mit einer Zelle vor sich geht in Hinsicht der Umordnung, das geschieht auch wieder nicht nur auf Rechnung ihrer „selbst" allein, sondern ist von den Oberflächenbeschaffenheiten aller Elemente, an denen sie sich etwa ordnet, mit abhängig.

Die Gesamtheit aller Oberflächenbeschaffenheiten stellt die „Bedingungen" des Systems" dar, und es geschieht allemal, was den „Bedingungen" solchen „Systems" entspricht.

In der Kapillarität erkannten wir also, ebenso wie in osmotischen Qualitäten ein physikalisches Agens im Dienste von Differenzierungsvorgängen.

Wir beschliessen das Kapitel über die Mittel der Ontogenese, nicht ohne zu betonen, dass viele der allgemeinen an die Erörterung des letzten dieser Mittel angeknüpften Erörterungen auch an anderen Orten dieses Abschnittes mit nur geringen Modifikationen ihre Stelle hätten finden können. —

V. Von der Verteilung der Potenzen im Keimganzen.

1. Definitionen.

Wir haben die elementaren Mittel, durch welche der Organismus Differenzierung erzielt, studiert; wir gehen über zur Betrachtung der Verteilung der mit jenen Mitteln erzielten Differenzierungsprodukte auf die Elemente, speziell die Zellen des Keimes in einem beliebigen Stadium seiner Entwickelung.

---

1) Ist eine Zelle an verschiedenen Orten ihrer Oberfläche „anomogen", so kann ihr das natürlich eine typische Eigenform aufdrücken, z. B. beim Ei von Asplanchna (Jennings, a. o. pag. 22), dem eine unelastische Membran mit Sicherheit fehlt.

2) In der bekannten physikalischen Bedeutung des Wortes.

Es ist schon einleitend bemerkt worden, dass unser Orientierungskapitel, das von der Potenz der Blastomeren handelte, eigentlich ein Unterabschnitt der hier anzustellenden Untersuchung sei, welcher nur aus praktischem Bedürfnis, gleichsam um eine Handhabe zu gewinnen, mit der entwickelungsphysiologische Untersuchungen überhaupt in Angriff zu nehmen seien, an den ersten Anfang gesetzt sei.

In jenem Orientierungsabschnitt wurde dargethan, dass im Stadium des abgefurchten Keimes „Differenzierung“ in sehr vielen Fällen überhaupt noch nicht vorhanden, vielmehr die Möglichkeit zu ihr auf die Konstituenten des Ganzen gleichermassen verteilt sei, und dass in Fällen, wo das nicht statthabe (z. B. Ctenophoren, Mollusken), sich bestimmte Gründe für das Vorliegen abweichender Verhältnisse angeben liessen, wie lokalisierte Anwesenheit typischer Stoffe im Ei, Mangel an Regulierbarkeit u. s. f.

Insofern das Wort „Differenzierung“ das Differentwerden von Teilen eines Ganzen in Bezug aufeinander bezeichnet, ist auch an der jungen eben ausgeschlüpften Blastula der Echinodermen noch keine Differenzierung vorhanden, sondern morphologische und prospektive Gleichheit: durch Zerschneidungsversuche von Blastulis mit dem Resultat ganzer proportional-verkleinerter Weiterentwickelung ist das bewiesen worden. Gleichwohl ist die Blastula der Echinodermen und sind ihre einzelnen Konstituenten „different“ im Vergleich zu dem Totalen und den einzelnen Konstituenten der vorhergehenden Stadien: nicht nur sind an allen Zellen Wimpern aufgetreten, sondern auch ihre Plasmanatur hat sich geändert, ist „vakuolig“ geworden und die Zellen haben sich „epithelial“ zusammengeschlossen und secernieren wahrscheinlich ins Blastocöl hinein Stoffe (durch deren osmotische Wirkung später der ganze Keim gedehnt wird — s. o. Herbst).

Ich habe diese Verhältnisse hier mitgeteilt um zu zeigen, dass ontogenetische „Weiterbildung“ gar nicht mit „Differenzierung“ verbunden zu sein braucht: sie kann alle vorhandenen Elemente gleichermassen betreffen. Diese Sachlage zeigt so recht deutlich, dass die Frage, wo und von wann an in jedem Falle nun „Differenzierung“ wirklich einsetze, zu einem Problem der Entwickelungsphysiologie wird.

Zunächst gilt es sich klar zu werden, was in Strenge unter dem Begriff „Differenzierung“ verstanden werden solle. Wir handelten oben von den Furchungszellen des Echinideneies: die sind im 16-zelligen Stadium ganz gewiss „different“, einige von ihnen sind sehr klein, einige mittelgross, einige sehr gross, trotzdem sind sie nicht „differenziert“. In

dem Satz: „Furchungsmosaik braucht kein Mosaik der Potenzen zu sein“, fassten wir das hier mit anderen Worten Erörterte kurz zusammen.

So sehen wir denn also in differentem Aussehen nicht ohne weiteres ein Kriterium von Differenzierung.

Daraus ergiebt sich aber der Sinn, in dem wir das Wort „Differenzierung“ verwenden wollen, und wie wir denken, in sachlich angemessener Weise verwenden können:

Wir wollen von Differenzierung eines oder vieler Elemente (Zellen) in Bezug auf andere dann reden, wenn es oder sie different sind in Hinsicht des Wesentlichsten, welches ontogenetische Durchgangsbildungen kennzeichnet, in Hinsicht der an ihnen möglichen ontogenetischen Leistungen.

So setzen wir also unseren Begriff der prospektiven Potenz, den Begriff des möglichen Schicksals, ins Centrum der Frage nach der Verteilung der Differenzierungen.

Bevor wir nun aber zur Darstellung des über unser Problem sachlich Ermittelten übergehen, wollen wir einige neue analytische Hülfsbegriffe einführen und definieren, welche geeignet erscheinen, die Verständlichkeit der folgenden und aller späteren Darlegungen zu erleichtern und zu vereinfachen.

Wir haben oben die elementaren, morphogenen Mittel der Ontogenese erörtert; wir wollen nun allemal das, was in jedem einzelnen Falle als morphologisch einheitlich gekennzeichneter Effekt unter Verwendung eines jener Mittel geschieht, ein Elementarorgan, den zu seiner Bildung führenden Prozess einen morphogenen Elementarprozess nennen.

Der Begriff der Zelle spielt bei dieser Definition noch keine Rolle: ein morphogener Elementarprozess, d. h. eine durch Gleichheit des Mittels morphologisch einheitlich charakterisierte Leistung wären z. B.: das Auftreten der Bewimperung an Blastulis der Echiniden, die Abscheidung der kontraktilen Substanz in den Zellen eines Muskels, die Sonderung der Chordazellen bei den Ascidien von der übrigen Zellmasse, das Vakuoligwerden eben dieser Zellen, ihre dann erfolgende Umorientierung in eine Reihe, das Hervortreten des Mesenchymzellhaufens bei den Echiniden, seine Orientierung zur bilateralen Figur u. s. w. u. s. w. Jedes einzelne dieser Beispiele ist ein morphogener Elementarprozess, denn jeder einzelne geschah durch Verwendung eines ontogenetischen Elementarmittels und ist einheitlich, die Frage, ob cellular oder intracellular, spielt gar keine Rolle dabei.

Bei der Ontogenese der Metazoen muss diese Frage[1]) nun aber aus praktischen Gründen eine Rolle spielen. Wir wollen daher cellulären morphogenen Elementarprozess, oder kurz cellulären Elementarprozess jeden Vorgang nennen, der, mag er auch durch Kombination elementarer Mittel zustande kommen, doch einheitlich ist durch sein Resultat, nämlich dadurch, dass dieses Resultat in der Lieferung einer oder einer Anzahl von Zellen besteht, welche nach Qualität und Lage gegenüber anderen als etwas Einheitliches gekennzeichnet sind. Das Resultat des cellulären morphogenen Elementarprozesses selbst wollen wir celluläres Elementarorgan nennen.

Elementarorgane vereinigen sich in ungezählten Kombinationen zur Lieferung komplizierter Gebilde; sind solche in irgend welcher Beziehung einheitlich und abgegrenzt charakterisiert, so sollen sie zusammengesetzte Organe heissen; es ist klar, dass wir damit das bezeichnen, was meist, wie z. B. die Leber, kurz als „Organ" bezeichnet zu werden pflegt.

Unsere Hülfsbegriffe sind praktischem Bedürfnis, dem Bedürfnis leichter Orientierung entsprungen, mit der dunklen Frage nach dem „Wesen" haben sie noch weniger als alle anderen zu thun; daher schaffen wir sie so, wie sie uns für die Verwendung praktisch dünken, praktisch namentlich in Bezug auf die Möglichkeit etwa anzustellender Experimente; ob sich nun aber in jedem Falle und mit grösster Sicherheit sagen lasse, was denn ein celluläres Elementarorgan „sei" und was nicht, das kann uns recht gleichgültig sein.

Celluläre Elementarprozesse sind in Bezug auf die eigentlichen mit den morphogenen Elementarmitteln geschehenden Elementarprozesse abgeleitete Geschehnisse, als celluläre aber sind sie „elementar", für das ganze sich aus ihnen aufbauende ontogenetische Getriebe sind sie das.

Um gleich an später zu behandelnde Dinge anzuknüpfen, so sind also celluläre Elementarprozesse: die Bildung des Mesenchymhaufens der Echiniden durch Zellaustritt aus dem Blastoderm, die Orientierung dieses Zellhaufens zur bilateralen Zellfigur, die Chordabildung der Ascidien, die Darmbildung der Echiniden, die Gliederung des Darmes derselben, aber auch, und hier handelt es sich nur um eine Zelle, die Schaffung einer Blastomere des Molluskenkeimes zum Mesoblasten.

Davenport (2) hat einen „Katalog" der bei der Ontogenese in Betracht kommenden Prozesse aufgestellt, zum grössten Teil bietet dieser „Katalog" eine Aufzählung der verschiedenen äusserlich charakterisierten

[1]) Über Wert oder Unwert der „Zellentheorie" oder überhaupt über die Bedeutung der Zellbildung für die Lebensphänomene irgend etwas Sicheres auszusagen, sind wir meines Erachtens zur Zeit gänzlich ausser stande. Vgl. hierzu z. B. Whitman.

Formen, in denen sich das, was ich celluläre Elementarprozesse genannt habe, darstellen kann. Deskriptiv arbeitende Forscher sollten diesem Katalog eingehenderes Studium widmen, als es zu geschehen scheint, dann möchten ihre Ergebnisse in vielen Fällen als Ausgangspunkte für Experimentaluntersuchungen wertvoller werden. —

Es sollen jetzt unsere cellulären Elementarprozesse resp. Elementarorgane nach einem bestimmten Gesichtspunkte klassifiziert werden.

Die Furchung wollen wir den ersten cellulären Elementarprozess nennen, das Blastoderm ist also z. B. bei Echiniden und in anderen Fällen das erste celluläre Elementarorgan. Alle differenzierenden cellulären Elementarprozesse, welche an Furchungszellen (resp. Blastulazellen) geschehen oder von ihnen ausgehen, heissen primäre Elementarprozesse, ihre Resultate primäre Elementarorgane, von primären Elementarorganen gehen sekundäre Elementarprozesse aus, von sekundären Elementarorganen tertiäre Elementarprozesse u. s. f. Ultimäre Elementarorgane sind solche, an denen keine neuen Elementarprozesse insceniert werden, sondern welche nur noch etwa in sich gleichförmige Veränderungen zeigen, wie z. B. Wachstum unter Erhaltung der Proportionen.

Von den Ursachen, auf welche hin celluläre Elementarprozesse in Erscheinung treten und von einigen spezifischen Kennzeichen der Elementarprozesse, beziehungsweise Elementarorgane, selbst sollen spätere Kapitel handeln, wir gehen nunmehr über zur Erörterung dessen, was wir über die Differenzierungsart und den Differenzierungsgrad von cellulären Elementarorganen, im Sinne unserer Definition des Begriffs „Differenzierung", wissen: wir studieren die prospektive Potenz von Elementarorganen beliebiger Ordnung.

2. Sonderergebnisse.

Bezüglich „erster" Elementarorgane wissen wir, dass das Blastoderm der Echinodermen ein „äquipotentielles System" darstellt, d. h. dass seine Zellen gleiche prospektive Potenz besitzen.

Es ist nun von mir durch Versuche bewiesen worden (21), dass die Gastrula der Echinodermen kein äquipotentielles System mehr ist, d. h. dass in ihr nicht mehr alle Elemente gleiche prospektive Potenz haben: Ektoderm und Entoderm können sich in Hinsicht ihrer Leistungen nicht vertreten. Und zwar ist „Differenzierung" hier schon eingetreten von dem Moment an, in welchem die Mesenchym- und Darmzellen liefernde Zellenplatte an der Blastula angelegt ist; zertrennt man in solchem Stadium eine

Larve im Äquator, so ordnet sich zwar ihre „animale“ Hälfte, welche jene Platte nicht enthält, zu einer Kugel, aber sie bildet nicht etwa die Platte noch einmal. Aus den „Blastodermzellen“ sind also „Ektodermzellen“, aus dem ersten Elementarorgan ist ein primäres geworden. Andererseits bilden isolierte Urdärme von Echiniden nicht etwa die Totalität der Organisation; sie sind zum Entoderm „differenziert“.

Anders, wenn wir uns fragen, nicht wie die Zellen primärer oder anderer Elementarorgane sich prospektiv in Bezug auf Zellen anderer Elementarorgane, sondern wie sie sich unter sich verhalten.

Zerschneidet man eine Echinidengastrula im Äquator, sodass jede Hälfte das halbe Ektoderm und das halbe Entoderm erhält, so differenziert sich an jeder Ektoderm und Entoderm typisch proportional-verkleinert aus: aus dem in seinem Material so erheblich beschränkten Urdarm der Versuchsobjekte entwickelt sich doch ein dreigliedriger Darm; auch das Ektoderm gestaltet sich in Bezug auf Wimperschnur, Mund u. s. w. verkleinert, aber typisch aus.

Entsprechendes gilt von Asteriaslarven, welche so zerschnitten waren, das ihrem vegetativen Teil mehr als die Hälfte des Ektoderms entnommen wurde und vom Entoderm, das hier nicht durch die ganze Länge der Larve streicht, sondern nur etwa durch zwei Drittel desselben und mit einer Blase frei endet, ein erheblicher Teil des freien Endes mitsamt der Blase:

Die Wunde schliesst sich, die osmotischen Verhältnisse des Blastocöls stellen („primär-regulatorisch“, s. o. pag. 718 f., da sie auch im „absolut-Normalen“ das Gesamtwachstum verursachen) die typischen Formverhältnisse annähernd wieder her, und nun differenzieren sich sowohl das Ektoderm wie das Entoderm trotz der erheblichen Substanzentnahme typisch, verkleinert-proportional aus: an der Wimperschnurbildung, der Darmgliederung und Cölombildung lässt sich das konstatieren.

Wir sehen an diesem Fall, dass, ebenso wie bei der Furchung der Satz: „Furchungsmosaik ist nicht ohne weiteres Potenzenmosaik“ galt, so auch hier ein entsprechender Satz zu Recht besteht, nämlich: „Differenzmosaik ist nicht ohne weiteres Differenzierungs- resp. Potenzenmosaik.“ Gewiss hat der „blasige“ Teil des Entoderms ein vom übrigen „differentes“ Aussehen: eine Verschiedenheit der Potenzen ist darin nicht begründet.

Das Ektoderm wie das Entoderm der Echinodermen sind also in sich äquipotentielle Systeme.

Gleiches gilt vom Mesenchym der Echiniden, wie Zerschüttelungsversuche, die später (pag. 784) zur Sprache kommen werden, zeigen: ohne Beeinträchtigung des typischen Charakters der Weiterentwickelung können

die Mesenchymelemente beliebig verlagert werden (Driesch [24]). Auch vermag unter gewissen Umständen eine grössere Zahl derselben, als es die Norm ist, die Kalkskelettbildung zu beginnen (Herbst [3]), ohne dass darum ihre Gesamtzahl vermehrt wäre (Driesch [31]), sodass auch hierdurch ihre potentielle Gleichheit vor Augen geführt wird.

Barfurth (3, 4) hat unter dem nach unserer Ansicht unzutreffenden Namen „Regeneration" bei Amphibienlarven Vorgänge beschrieben, aus denen sich wohl entnehmen lässt, dass auch hier Ektoderm und Entoderm in sich äquipotentielle Systeme, aber in Bezug auf einander differenziert sind: nach Materialentnahme geht ohne regulierende Ersatzsprossungsvorgänge, also eben ohne „Regeneration", die Weiterentwickelung beider Elementarorgane proportional weiter.

Nach E. Byrnes liegt ein äquipotentielles System auch vor in dem Gewebe, welches bei Amphibienlarven die Gliedmassendifferenzierung aus sich hervorgehen lässt: werden vor sichtbarem Auftreten einer Differenz die Orte, an denen sich die Gliedmassen bilden würden, exstirpiert, so tritt Heilung durch Zellverschiebung ein, und die Gliedmassen bilden sich, als ob nichts geschehen wäre.

Endlich lässt sich aus einer Beobachtung Borns (4), die er anlässlich seiner Verwachsungsversuche nebenbei machte, wohl darthun, dass bei Amphibien auch die innere Wand der sekundären Augenblase (Retinalschicht) sowie der Teil der Epidermis, welcher die Linse liefert, äquipotentielle Systeme darstellen: nach ungleicher Durchtrennung der Augenanlage nebst darüber liegender Haut differenzierte sich die äussere Wand der sekundären Augenblase zwar einheitlich, die innere jedoch lieferte zwei becherförmige Gebilde und jedem korrespondierte eine der Form nach ganze, aber kleinere Linse.

Diejenigen cellulären Elementarorgane höherer als erster Ordnung, welche bisher untersucht sind, haben sich also als in sich äquipotentiell erwiesen, aber auch als prospektiv beschränkt in Vergleich zu anderen Elementarorganen: in letzterer Hinsicht mag noch ergänzend beigefügt sein, dass sich nach Zerschneidung eines fertig dreigliedrigen Echinidengastruladarmes die Teilprodukte nicht etwa zu verkleinerten proportionalen Dreigliederungsdärmen umgestalten; sie bleiben Bruchstücke und wachsen als solche weiter.

Leider gestatten die wichtigen „Regenerations"-Versuche Morgans (16) an Planaria keine sehr intime Analyse (vergl. auch van Duyne, Randolph, Flexner). Das eine ist sicher und auch Morgan selbst nicht entgangen, dass hier eben „Regeneration" nur zum kleinen Teil vorliegt, ganz vorwiegend aber ein Geschehen, das es zweifelsohne bei näherer

Analyse gestatten würde, in sehr vielen „cellulären Elementarorganen" der Planaria „äquipotentielle Systeme" zu erblicken. Reden wir allgemein von der „Gewebsmasse" dieses Wurmes, so ist diese sicherlich als äquipotentiell zu bezeichnen: aus beliebigen Bruchstücken formt sich, unter nur ganz geringer Beteiligung von Sprossungsvorgängen, ein typischer kleiner neuer Wurm heraus, gleichsam als sei dessen Form modelliert, und das verfügbare Material in die neue Form gegossen worden.

Ausgeschlossen soll mit dem Gesagten nicht werden, dass in manchen Vorgängen bei der Ausgestaltung von Bruchstücken der Planaria nicht nur reine primäre Differenzierung äquipotentieller Systeme, sondern auch „Umdifferenzierung" (s. u. pag. 773 ff.), also eine sekundäre Regulation, statt habe, für das Nervensystem ist das aber nach Flexner wohl nicht der Fall, und noch weniger liegt hier echte „Regeneration" vor.

3. Allgemeinergebnisse.

Unsere letztere Betrachtung und die Bedürfnisse der folgenden drängen uns gleichermassen die Einführung einiger neuer Hülfsbegriffe auf:

Legen wir uns zunächst die Frage vor, ob durch die geschilderten Versuche denn wirklich eine „Beschränkung" der prospektiven Potenz ermittelt worden sei.

Eigentlich festgestellt ist jedenfalls nur eine prospektive Veränderung der untersuchten Bildungen gegenüber anderen Elementarorganen gleicher Ordnung, sowie gegenüber demjenigen nächst niederer Ordnung, an welchem sie neu aufgetreten sind.

Wenigstens gilt solches, wenn wir als Inbegriff der prospektiven Potenz das ansehen, was an einem gegebenen Elementarorgane, wie es da ist, ontogenetisch geschehen kann. Das ist aber immer ein, wenn auch oft in ziemlich weitem Umfang, Beschränktes; denn es vermag z. B. vom „ersten" Elementarorgan der Echiniden, dem Blastoderm, „wie es da ist," nur auszugehen: Mundbildung, Wimperringbildung, Darmanlagebildung und einiges andere, ebenso wie von einem „primären" Elementarorgan dieser Tiere, etwa dem Entoderm, „wie es da ist," nur Cölombildung, oder End-, oder Mittel- oder Vorderdarmbildung und einiges andere auszugehen vermag.

Es soll nun diese prospektive Potenz, welche ein gegebenes Elementarorgan, „wie es da ist," kennzeichnet, als explicite prospektive Potenz bezeichnet werden: bezüglich der expliciten Potenz ist also eine Veränderung von Elementarorganen, eine prospektive Differenz in Bezug aufeinander direkt konstatiert worden.

Eine prospektive Beschränkung ist aus den Versuchsresultaten nur zu erschliessen, und zwar nur, soweit wir von einer Art der Potenz reden wollen, die als implicite prospektive Potenz bezeichnet werden kann, und welche der Ausdruck dessen ist, was aus einem gegebenen Elementarorgan und seinen sämtlichen Descendenten höherer Ordnung werden kann: da kann denn in der That von einer Blastodermzelle mehr Verschiedenes ausgehen, als von einer Entodermzelle, und in diesem Sinne werden Elementarorgane höherer Ordnung immer beschränkter.

Im folgenden wird uns aber der Begriff der expliciten oder aktuellen prospektiven Potenz vor allen Dingen wichtig sein.

Wir haben konstatiert, dass im Laufe der Ontogenese an den sich folgenden Elementarorganen die explicite Potenz jedesmal eine in Bezug auf den Vorläufer veränderte, die implicite Potenz aber jedesmal eine beschränktere ist; die wirklichen konstatierten Kennzeichen der Potenz sind aber allemal die explicit gegebenen, und, insofern diese in jedem Falle typisch präcisierbar sind, lässt sich der ganze ontogenetische Ablauf unvoreingenommen als „Verwandlung von Typischem zu Typischem kennzeichnen".

Es ist nun, ohne hier schon auf die „Ursachen" der Differenzierung eingehen zu wollen, eine ganz allgemeine Aussage über jene Verwandlung von Typischem zu Typischem im ontogenetischen Ablauf zu machen, welche uns zu mehreren neuen Hülfsbegriffen führen wird:

Wenn am Blastoderm der Echiniden einmal die Mesenchym-Darmanlage entstanden ist, kann dieselbe nach Entnahme nicht aus dem Rest des Blastodermmaterials, wie es da ist, wieder gebildet werden; gleiches gilt vom Darm der Asteriaslarve, wenn er einmal Cölom gebildet hat; nach Entnahme des Cöloms bildet er es, wie er da ist, nicht wieder.

Es haben also die „Blastodermzellen" der Echiniden, die „Urdarmzellen" des Asterias, dadurch, dass sie einen Teil ihrer expliciten Potenz in Realisation treten liessen, eine Veränderung erlitten, zwar keine irgendwie sichtbare Veränderung, sondern nur eine solche ihrer Potenz: sie sind eben, ohne sichtbarliche Veränderungen zu zeigen, zu „Ektodermzellen" beziehungsweise zu „Darmzellen" geworden. Wir wollen Elementarorgane, welche ohne sichtbare Veränderung eine Änderung ihrer prospektiven Potenz und damit doch eben ihres typischen Charakters erleiden, negativ bestimmte Elementarorgane nennen; positiv bestimmte Elementarorgane sind das Gegenstück dazu; ihr Begriff bedarf keiner näheren Erläuterung.

In den von uns studierten Fällen werden also Elementarorgane da-

durch, dass positiv-Bestimmtes an ihnen geschah, selbst „negativ" zu anderen Elementarorganen bestimmt, umgeschaffen; ihre implicite Potenz wurde dadurch beschränkt.

Nun bezog sich alles hier Erörterte auf determinierte Formen, die auch als „geschlossen" zu bezeichnen wären und, wie später zu erörtern sein wird, gekennzeichnet sind dadurch, dass alle sie schaffenden Elementarprozesse typische Dauer haben. Dadurch setzen sich die Formen selbst aus typisch absolut bestimmten Teilen zusammen. Fast alle Tiere sind solche determinierte Formen; die Pflanzen sind es grösstenteils nicht, aber unter den Tieren sind es z. B. viele Cölenteraten nicht.

Gerade unter den Cölenteraten liegt in Tubularia ein Fall vor, in welchem unser Satz von dem negativen Bestimmtwerden von Elementarorganen allein durch positiv-bestimmtes Geschehen nicht gilt. Der Stamm der Tubularia ist, wie die Untersuchungen von Loeb (1, 2), namentlich aber von E. Bickford und mir (27, 30, 35) gezeigt haben, geradezu das Muster eines äquipotentiellen Systems, die Hydranthbildung geschieht an ihm nicht durch Sprossung, etwa von einem Ende aus, sondern durch Umwandlung, durch „positive Bestimmung" eines Abschnittes von ihm. Durch diese Bestimmung wird hier aber der Rest des Stammes nicht negativ bestimmt, nicht prospektiv verändert, nicht in Hinsicht der impliciten Potenz beschränkt, sondern er bleibt prospektiv, was er war.

Man wird mir sagen, der Fall der Tubularia gehöre gar nicht zu unserem willkürlich begrenzten Thema, hier handle es sich um „sekundäre Regulationen", um Ersatzbildungen, ebenso wie es sich bei der von Nussbaum (2), F. Peebles (1), Rand u. a. studierten „Regeneration" der Hydra um sekundäre Regulationen handle. Ganz abgesehen davon, dass, wie schon Dalyell und Allman wussten, der Köpfchenersatz bei Tubularia physiologisch-normal ist, würde ich solchen Einwand nicht für stichhaltig halten, und zwar deshalb nicht, weil bei der Ausgestaltung der Tubulariahydranthen nichts vorliegt, was als Umdifferenzierung zu bezeichnen wäre. Bei der Bildung kleiner Hydren aus Stücken der Leibeswand sind nämlich einmal echte Ersatzsprossung-(„Regenerations-")vorgänge sicherlich beteiligt, zum anderen geht hier typisch und typisch-hoch Differenziertes in anderes ebenso typisch und ebenso hoch Differenziertes über, vermutlich — wir wissen das nicht — mit Einschaltung eines Indifferenzstadiums[1]). Das eben möchte ich Umdifferenzierung nennen: „aus einem Elementarorgan n ter Ordnung bildet sich ein anderes

[1]) Vgl. hierzu Ribberts (2) Befunde hinsichtlich der Entdifferenzierung von Drüsengewebe nach Transplantation.



von derselben Ordnung" (durch Vermittelung eines [n—1ter] Ordnung?), so kann geradezu die Definition des Begriffs lauten. Bei der Tubularia liegt solches nicht vor: weniger Typisches wird zu Typischerem, aus einem Elementarorgan von n—1ter Ordnung bildet sich eines nter; solches ist aber das Kennzeichen echter ontogenetischer Differenzierung, im Gegensatz zur „Umdifferenzierung", und so ist denn das Reparationsgeschehen an Tubularia nicht sekundär-regulatorisch.

Dass wir zur Zeit in keinem Falle im Stande sind — auch in dem hier erörterten nicht — sachlich streng anzugeben, wo „Umdifferenzierung" und wo „ontogenetische Differenzierung" resp. Weiterbildung vorliegt, thut der Notwendigkeit, beide Begriffe logisch zu unterscheiden und wenigstens provisorisch-orientirend anzuwenden, keinen Abbruch.

4. Exkurs über sekundäre Potenzen.

Aber schliesslich müssen wir in unserem Studium der Potenzverteilung nun doch echte „sekundäre Regulationserscheinungen" wenigstens streifen, um dieses Studium vollständig zu gestalten: zumal auf die Erscheinungen echter Regeneration, d. h. des Ersatzes durch Sprossung, müssen wir zum Schluss das Augenmerk lenken, wenigstens so weit sie auf die Potenzen der Teile, welche sie leisten, ein Licht werfen.

Bei Regenerationen wird unmittelbar von den vorhandenen Organteilen immer nur eine gewisse Zahl von Zellen produziert; diese so gelieferte „Anlage" gestaltet sich dann in sich selbst durch weitere Teilungen nebst anderen Begleitprozessen aus. Jener „Anlage" ist also als prospektive Potenz die Gesamtheit des aus ihr sich Ausgestaltenden beschieden, doch interessiert uns das hier weniger als diejenige Potenz, welche den die „Anlage" „unmittelbar" (nach Verletzungen) liefernden Zellen des normalen ontogenetischen Verlaufs zuzuschreiben ist.

Wir wollen solche, Regenerations-Anlagen oder andere Ersatzbildungen ermöglichende, Potenzen sekundäre prospektive Potenzen nennen im Gegensatz zu den primären, auf Grund deren die gesetzlich-normale Ontogenese sich abspielt.

Was wissen wir über die Verteilung dieser sekundären Potenzen? Wenn wir die grundlegenden Regenerationsforschungen, wie wir sie, nach Objekt und Spezialproblem verschieden, Spallanzani, Bonnet, Goette (1), Fraisse, Barfurth (2), Loeb (1, 2), Morgan (2, 14, 16), Korschelt, Herbst (11) u. a. verdanken, überschauen, so können wir dieses sagen, dass im grossen und ganzen [1]) immer das bei Regenerationen [2]) wieder produziert wird, was entnommen war, dass also auf typische Entnahme typische

1) Über „Ungenauigkeiten" der Regeneration s. Davenport (1) und Morgan (8, 14).

2) Heteromorphosen (Loeb, Herbst) schliessen wir dabei natürlich aus.



Neubildung in unbeschränkter Zuordnung folgt. Damit ist aber gesagt, dass von jedem der Organismusorte, welcher überhaupt Regenerationsanlagen leisten kann, eine spezifische, typische Anlage geleistet wird, nämlich allemal die dem typisch Entnommenen relativ entsprechende. Das heisst aber, dass jeder Körperort im Vergleich zu jedem anderen Anderes leistet, und damit ist ausgesprochen, dass die Bildung von Regenerationsanlagen sich nicht auf der Basis äquipotentieller Systeme abspielt, dass in Hinsicht der regenerativen Potenzen die Teile des Organismus sich durchaus im einzelnen spezifisch verhalten. Jeder kann das nötige, nämlich die Totalität des gerade bis zu ihm hin Entnommenen, leisten, aber eben deshalb kann jeder etwas Anderes. Regenerationen haben „harmonisch-inäquipotentielle Systeme" zur Basis (cf. auch p. 809).

Freilich ist diese Darstellung der Sachlage etwas zu starr-schematisch, da z. B. beim Regenwurm die Organisation auf grosse Strecken hin identisch ist, sodass hier denn doch äquipotentielle Systeme, freilich nicht ganz im Sinne unserer Definition[1]), als Grundlage der Regenerationsanlagebildung vorliegen möchten, und ähnlich mögen die Verhältnisse oft liegen.

Wir diskutieren hier die Regenerationsprobleme nur zu dem Zwecke um zu zeigen, dass auch, wenn die primären prospektiven Potenzen der Keimteile im Laufe der Ontogenese in explicitem Sinne verändert, in inplicitem Sinne beschränkt werden, mit dieser Beschränkung in Hinsicht unmittelbarer Lieferung des Totalen der Ontogenese doch bezüglich mittelbarer Lieferung desselben keine „Beschränkung" vorzuliegen braucht: sekundäre Potenzen, für Regenerationen, also für eine Art sekundärer Regulationen, zur Verwendung bereit, vermögen das Totale der Ontogenese zu sichern, auch wenn der Charakter der primären Potenzen und ihre Verteilung dazu nicht ausreicht. Das Keimganze ist in Hinsicht dieser regenerativen sekundären Potenzen ein harmonisch-inäquipotentielles System. —

Sekundäre Regulationen liegen nun aber nicht nur in echten Regenerationen, d. h. in Sprossungen von einer Wundfläche aus, vor, sondern auch bei der von G. Wolff analytisch studierten Ersatzbildung der Linse des Amphibientierauges und zahlreich bei Hydra. Wenigstens darf man, meines Erachtens, wie schon angedeutet, nicht mehr, wie bei Tubularia, von primärer Ausgestaltung reden, wenn hier nach F. Peebles (1) und Rand ein

---

1) Denn hier kann jedes „Element", z. B. jeder Querschnitt des Organismus, dasselbe Totale gleichermassen, im Sinne unserer Definition dagegen soll jedes Element Jedes unter unbestimmt vielen Möglichkeiten können. Später (pag. 809) wird dieser Unterschied auch noch terminologisch gekennzeichnet werden.



Tentakel im Bedürfnisfalle zu Leibessubstanz werden kann, oder wenn nach Wetzel (1, 3) Zellen an einer beliebigen Leibesstelle zu Drüsenzellen der Fussplatte werden, und dass auch in den von Nussbaum (2) vor Jahren studierten Ersatzerscheinungen, auch abgesehen von den beteiligten echten „Regenerationen", wirklich sekundäre Regulationen vorliegen, ist oben gesagt. Umdifferenzierungen nämlich sind sekundäre Regulationen, wennschon es keine Regenerationen sind.

Auch bei der Ausgestaltung von Planariabruchstücken (pag. 770 f.) möchte nicht nur primäre, sondern auch Um-Differenzierung statthaben, abgesehen von der in geringem Masse beteiligten Regeneration.

Dieser Fall zeigt besonders deutlich, wie übrigens auch die erst genannten, dass regulatorische Umdifferenzierungen auf Grund einer äquipotentiellen Basis vor sich gehen, im Gegensatz zu „Regenerationen" und in Analogie zu primärer Ausgestaltung: in Hinsicht sekundärer Potenzen gewisser Art ist hier das Keimganze, trotz primärer Beschränkungen seiner Teile, doch noch äquipotentiell.

Wir können also allgemein sagen: Mosaik primärer Potenzen braucht kein Mosaik sekundärer zu bedeuten; ein Ausspruch, den man mit einem ähnlichen über die Furchung gethanen (pag. 729) vergleichen möge.

So haben wir denn dieses allgemeinste Resultat über die Verteilung der Potenzen am Keim gewonnen: Hinsichtlich der primären Potenzen sind die einzelnen Elementarorgane in sich äquipotentiell, in Bezug auf einander verschieden, in Bezug auf das Ganze beschränkt. Hinsichtlich sekundärer Potenzen kann aber, wo sie überhaupt vorliegen, trotzdem das Keimganze sich als harmonisch-inäquipotentielles System, bei Regenerationen, oder als äquipotentielles System, bei Umdifferenzierungen, verhalten.

Ganz erschöpfend ist der zweite von den sekundären Potenzen handelnde Teil dieses Resultates nicht; um das zu werden, bedürfte es noch beschränkender Zusätze, welche auf den Grad der sekundären Fähigheiten der einzelnen Teile eingehen, sowohl für regeneratives wie für umdifferenzierendes Geschehen[1]); doch würden wir mit noch weiter gehender Analyse unseren selbst begrenzten Rahmen zu weit überschreiten.

[1]) Mit einem der Pathologie entlehnten Wort können wir sagen: auf den Grad der Metaplasie. (Vgl. hierzu z. B. Ribberts Ausführungen über diesen Begriff.) Mit solcher Anwendung würde der Umfang des Begriffs Metaplasie bedeutend erweitert. Freilich darf nur wirkliche Um-Differenzierung so bezeichnet werden; will man jede Veränderung, auch wenn sie von Typischem zu Typischerem vorschreitet, also in unserem Sinne primäres Geschehen ist, so nennen, so verliert das Wort seinen Wert. Wenn sich also (nach Ribbert [1])



Aus demselben Grunde darf hier, als Schluss dieses Kapitels, auch nur kurz erwähnt, nicht näher diskutiert werden, dass eine von Loeb (11) einmal theoretisch verwertete Regel, wonach Embryonen regenerationsfähiger sein sollen als Erwachsene, keine allgemeine Bedeutung hat: die ersten Entwickelungsstadien und die Larve von Asterias besitzen gar keine auf sekundäre Potenzen hinweisende Regenerationsfähigkeit, der erwachsene Asterias besitzt (z. B. H. D. King) eine sehr grosse, und vom Regenwurm gilt wohl ähnliches.

VI. Von den Ursachen der Differenzierung.

1. Vom Begriff der Ursache und ihren Arten.

„Alles, was geschieht (anhebt zu sein), setzt etwas voraus, worauf es nach einer Regel folge." (Kant.)

Der Begriff der Ursache bezieht sich auf „einer Regel" unterstehende Veränderungsfolgen, d. h. auf Veränderungsfolgen, welche als Spezialfälle von allgemeinen, elementaren Veränderungsarten erscheinen; der Begriff der Notwendigkeit der Verknüpfung inhäriert dem Ursachbegriff in diesem Sinne; darum ist der Begriff der ursächlichen Verknüpfung ein „reiner Verstandesbegriff".

Man hat oft zwischen „äusseren" und „inneren" Ursachen für ein Geschehnis unterschieden; wir ziehen es im Interesse der Eindeutigkeit des Ausdrucks vor, diese Ausdrücke, deren logische Berechtigung zuzugeben ist, nicht zu verwenden.

Wir werden die Gesamtheit aller Umstände, welche erfüllt sein müssen, damit nach Eintritt einer einzigen bestimmten Veränderung A eine andere bestimmte Veränderung B wirklich erfolge, die Bedingungen des Systems oder kurz die Bedingungen nennen, jene letzte ausschlaggebende Veränderung A aber als Ursache bezeichnen. Die Veränderung B heisse Effekt oder Wirkung von der „Ursache" A unter den Bedingungen α, β, γ . . . .

Dieser Sprachgebrauch lehnt sich dem in der Physik üblichen an; die sogenannten „inneren" Ursachen erscheinen bei seiner Anwendung unter den „Bedingungen", welche aber auch „äussere Ursachen" einschliessen. Der typische Begriff „die Ursache" tritt eben nur bei unserer Redeweise ganz unzweideutig hervor. Wir werden aber von äusseren und inneren Bedingungen reden können.

Drüsengewebe vom Ausführungsgang aus regeneriert, so liegt unseres Erachtens keine „Metaplasie" vor.

Haben wir in einem Glase befruchtete Eier einer Species bei zur Entwickelung genügender Temperatur und bei richtiger chemischer Zusammensetzung des Wassers, in welchem sich die Eier befinden, es mangelt aber dem Wasser der Sauerstoffgehalt, so sind „äussere“ und „innere“ „Bedingungen“ zur Entwickelung erfüllt bis auf eine (äussere); tritt diese, die Sauerstoffzufuhr, als „Ursache“ ein, so beginnt die Entwickelung, ihr „Effekt“. Ebenso können alle Bedingungen, bis auf die Reifung erfüllt sein, tritt dann diese, als „innere“ zu bezeichnende, Bedingung als „Ursache“ ein, so ist ihr „Effekt“ die Entwickelung.

Es ergiebt sich aus dem Gesagten ohne weiteres und bedarf wohl keiner näheren Diskussion, dass fast alles, was in einem früheren Abschnitt, in gleichsam vorläufiger Form, „Mittel“ der Ontogenese genannt ward, in streng analytischer Weise als „Systembedingung“ zu kennzeichnen ist. Warum wir freilich entwickelungsphysiologisch immer nur ganz bestimmte der für das Auftreten von Effekten notwendigen Faktoren „Ursachen“ nennen, die anderen „Mittel“, wo wir prinzipiell doch, wie gesagt, jeden aus der Totalität der notwendigen Faktoren „Ursache“ nennen könnten, wird erst später seine Begründung erhalten (s. pag. 805 f.).

Unsere Definitionen sind durchaus künstlich, aber sie sind, wegen ihrer Eindeutigkeit, praktisch, und weiter wollen Definitionen nichts sein. —

Ursachen haben die Kennzeichen der Quantität und der Qualität, Effekte ebenfalls. Auf die Beziehungen von Qualität und Quantität der Ursache zu Qualität und Quantität des Effektes lässt sich nun eine Trennung der Ursachsarten begründen.

Von Ursachen engeren Sinnes soll geredet werden, wenn Ursache und Effekt qualitativ und quantitativ gleich sind; aber auch, wenn sie nur quantitativ gleich sind, und nur Quantität Gegenstand der Betrachtung überhaupt ist, soll für die Effektsquantität die Ursache eine solche engeren Sinnes heissen. Der erste, ganz reine, Fall ist nur in der Mechanik realisiert, der zweite bei Energieverwandlungen, sofern nur das Quantum in Betracht gezogen wird (also auch bei chemischen Umwandlungen, insoweit nur das Quantum chemischer Energie studiert wird).

Veranlassungen mögen Ursachen genannt werden, wenn, bei gleichen Quantitätsverhältnissen, der Effekt qualitativ anders als die Ursache ist, und auf den qualitativen Unterschied das Studium gerichtet ist: eine wesentliche Seite aller energetischen Verwandlungen sowie das wesentlichste Charakteristikum alles chemischen Umsatzgeschehens gehört hierher.

Von Auslösungen reden wir, wenn die Quantität der Ursache derjenigen der Wirkung nicht gleich, sondern kleiner als sie ist, und zwar von quantitativen Auslösungen, wenn qualitativ zwischen Ursache und

Effekt keine Unterschiede vorliegen, von qualitativen Auslösungen, wenn zur quantitativen Ungleichheit noch qualitative hinzukommt; ersterer Fall ist z. B. realisiert, wenn ein kleiner Bewegungsanstoss durch Störung labilen Gleichgewichts viel Bewegung verursacht, letzterer ist biologisch besonders wichtig.

Wenn wir nicht die Ursachsarten, sondern die auf Grund ihrer vor sich gehenden Geschehensarten kennzeichnen wollen, können wir auch von homogenem und heterogenem, sowie von Auslösungs-Geschehen reden; die erste Art des Geschehens geschieht als Folge von „Ursachen engeren Sinnes“, die zweite als Folge von „Veranlassungen“, die dritte als Folge von „Auslösungen“. —

Auch alle hier ausgeführten Dinge sind nichts anderes als praktische Begriffszerlegungen und Definitionen; ein Anderer mag anders vorgehen, aber wir haben das Recht vorzugehen, wie wir wollen. —

Als Reize sollen alle Ursachen bezeichnet werden, welche einen Effekt an einem lebenden Wesen zur Folge haben, so lange, bis das zum Effekt führende Geschehen als einer nicht spezifisch-vitalen Gesetzlichkeit unterstehend erkannt ist. Das Wort „Reiz“ vermag hiernach sowohl eine provisorische als auch eine definitive Bedeutung zu haben; hat es letztere, ist also für ein auf einen „Reiz“ hin erfolgendes Geschehen gezeigt, dass es spezifisch-vitaler Gesetzlichkeit unterstehe, so mag von „Vitalreiz“ geredet werden.

„Reize“ werden zu „heterogenem“ oder zu „Auslösungs“-Geschehen führen können, aber nicht zu „homogenem“ Geschehen; mit dem Nachweis, dass sie zu „homogenem“ Geschehen führten, wären sie eben nach unserer Definition keine Reize mehr.

Es ist in jedem einzelnen biologischen Kausalfall zu ermitteln, ob heterogenes oder ausgelöstes Geschehen in ihm vorliegt, und ob der Reiz ein Vitalreiz ist oder nicht.

Letztere Frage aber ist wesentlich wichtiger als erstere, denn mag nun auch zwischen Ursache und Wirkung die Quantität gewahrt sein, verstehen können wir auch bei heterogenem Geschehen die Wirkung aus der Ursache, eben wegen der qualitativen Ungleichheit beider, nicht. Aber nicht nur dieses, sondern bereits im Gebiete des Anorganischen lässt sich zeigen, dass eine „Wirkung“ auch aus „Ursache“ und „Bedingungen“ nicht verstanden, d. h. vor aller Erfahrung vorhergesagt werden könne: aus allen Eigenschaften des Sauerstoffs und allen Eigenschaften des Quecksilbers können wir die Eigenschaften des Zinnobers nicht prophezeien; und würden wir sagen, Quecksilber habe eben die „latente“ Eigenschaft mit Sauerstoff Zinnober zu werden, so würde sich darauf nur eine Prophezeiung

post factum, d. h. nachdem man einmal empirisch vom Zinnober etwas erfahren hat, begründen lassen.

Noch aus einem anderen Grunde aber tritt für uns die Frage, ob heterogenes oder ob ausgelöstes Geschehen, ziemlich in den Hintergrund, nämlich deshalb, weil, wie oben (pag. 752) gezeigt, jeder ontogenetische Differenzierungsvorgang mit einer chemisch gekennzeichneten Veränderung anhebt; chemisch gekennzeichnete Effekte sind aber selbst, wenn sie „chemischem Geschehen" d. h. dem aus der Chemie bekannten Geschehen ihren Ursprung verdanken, was wir für biologische chemisch gekennzeichnete Effekte mindestens nicht wissen, streng genommen immer auf „Auslösungen", wenigstens nie ganz rein auf „Veranlassungen" zu unserem Sinne erfolgt, da ihr Eintritt allemal von den energetischen Verhältnissen von „Ursache" und von „Bedingungen" (nach unserer Terminologie) abhängt.

Wir beginnen nun das Studium der verschiedenen ontogenetischen Ursachen. Dass wir überhaupt befugt sind, nach solchen zu fragen, ist klar, denn die Ontogenese ist eine Folge von einzelnen Geschehnissen, aber „alles was geschieht (anhebt zu sein), setzt etwas voraus, worauf es nach einer Regel folge".

2. Die in der Eiorganisation gegebenen Differenzierungs-Ursachen.

Überall, wo der Ablauf der Furchung kein äquipotentielles System schuf, sahen wir uns genötigt, falls zur Deutung der Sachlage nicht die Annahme einer blossen Nichtregulierbarkeit der Eiorganisation genügte, auf die Anwesenheit typischer, zu typischen Organbildungen in Beziehung stehender Stoffe im Ei zu schliessen. Aber auch, wo das nicht nötig war, wurde die Annahme einer Eiplasmaorganisation einfachster Art aus ganz allgemein kausalen Gründen erfordert.

Es ist klar, dass wir jetzt jede Art von Organisation des Eiplasmas, insofern sie zu Differenzierungen in irgend einer typischen Beziehung steht, zu den Ursachen der Differenzierung zählen können.

Viel spezielles wissen wir zwar über die hier vorliegenden Fälle kausaler Verknüpfung nicht; alles, was wir aussprechen können, hat mehr den Charakter des Postulates als der Einzelermittelung.

So werden wir die Mesenchym- und Darmbildung der Echiniden als durch den allgemein gerichteten Bau ihres Eiplasmas an typischem Ort verursacht ansehen: ein Achsenendpunkt, ein „Pol" der Organisation dieses Eies verursacht eben dadurch, dass er ein „Pol" ist, an diesem Orte jene Geschehnisse. Auch die erste Ausprägung sichtbarer Bilateralität der Larven der Seeigel werden wir zur gegebenen (postulierten) Bilateralität des Eies

jener Formen in kausale Beziehung setzen dürfen. Für ein Mehr an Differenzierung, als sie selbst ist, dürfen wir freilich jene gegebene Eiorganisation nicht verantwortlich machen, und da sie nicht mehr als eine allgemeine durchgängige polar-bilaterale Orientierung der Teilchen sein kann, dürfen wir sie auch nur zur kausalen Ableitung der allgemeinsten Orientierung der späteren Differenzierungen heranziehen. Warum z. B. bei jenen Larven hier, und nirgends anders, der Mund entsteht, dafür bietet uns jene gegebene Eiorganisation keine Ursache.

Beim Froschei werden wir die hier nachweislich durch ihre Gesamtlagerung die Ontogenese so stark beeinflussenden Substanzen (Morgans [7]) verschiedenen spezifischen Gewichts zu den differenten Differenzierungsvorgängen wenigstens in allgemeine Kausalbeziehung setzen dürfen.

Gleiches dürfen wir wohl in etwas bestimmterer Form bezüglich des grünlichen Ektoplasmas des Ctenophoreneies, das nach Chum, wie nach Mc. Murrich auch das Ektoplasma der Isopoden, anfänglich das Ei allseitig umgiebt, um sich nach erfolgter Befruchtung an einem Pol desselben zu sammeln[1]: es steht vermittelst der Mikromeren zur Ektodermdifferenzierung wohl in direkter kausaler Beziehung. Um Fischels (4) Resultate über Verlagerung der Rippen nach erfolgter Mikromerenverlagerung und um die aus isolierten Blastomeren resultierenden Defektbildungen zu erklären, will es uns freilich scheinen, als brauchten wir nicht, wie der genannte Forscher, in einer ganz bestimmten Beschränkung des zur Verfügung stehenden „Stoffes" die Ursache für die genannten Ergebnisse zu sehen, uns scheint vielmehr, als möchte hier auf eine Weise, die später zu erörtern sein wird, nur ganz besonders frühzeitig, innerhalb des allgemeinen vom Ektoplasma in seiner Spezifität abhängigen Mikromerenmaterials die Determination gewisser Zellen zu rippenbildenden stattgefunden haben: denn mit einem gegebenen Betrage von notwendigem Stoff liessen sich wohl auch acht Rippen machen, anstatt vier, wenn nur alle die halbe Normalgrösse hätten. Warum eben dieses nicht statthat, das soll erklärt werden.

Ganz besonders deutlich tritt der Differenzierung verursachende Charakter eines Eistoffes hervor in dem schon oben diskutierten Versuchsresultat Cramptons (1): er entnimmt dem Ilyanassaei den Dottersack, und der Larve mangelt ein spezifisches Elementarorgan, das Mesenchym. Da werden wir von einer spezifischen im Dottersack vorhandenen „mesenchymbildenden" Substanz reden können.

---

[1]) Über intracelluläre Stoffwandungen in Eiern und Furchungszellen vergl. auch Jennings, Conklin, Häcker; als Bewegungserscheinungen lebender Substanz sind sie „Mittel" der Ontogenese in unserem Sinne (pag. 748); dass die Bewegung hier nicht ganze Zellen betrifft, ist gleichgültig.



Ob es sich hier um heterogenes oder um Auslösungsgeschehen, im Sinne unserer Definitionen, handelt, das freilich sind wir weder in diesem noch in anderen Fällen zu konstatieren imstande.

Den letzt gepflogenen ähnliche Erwägungen dürften für alle Eier gelten, bei denen typische Substanzen in typische Zellen eingehen, wie das für Nereis (Wilson [1]), Myzostoma (Driesch [25]) und Asplanchna (Jennings), bei letztgenannter Form mit typischen intracellulären Ortsveränderungen der betreffenden Substanz verbunden, konstatiert ist. Allerdings entscheidet endgültig immer nur das Experiment, und es mag hier zur Warnung an eine Bemerkung von Child erinnert sein, dass ganz gleichartig aussehende Körnchen des Eiplasmas bei verschiedenen Annelidenformen in Zellen mit ganz verschiedener prospektiver Bedeutung gelangen.

Übrigens ist schon vor geraumer Zeit, und zwar von Platner, auf die kausale Beziehung von typischen Eistoffen zu typischen Differenzierungen, freilich nur auf Grund deskriptiven Beobachtungsmaterials, aufmerksam gemacht worden.

Was wir jetzt „Ursache" nennen, „organbildende Stoffe", haben wir oben in einem allgemeinen Sinne Mittel der Ontogenese genannt. Beides ist berechtigt. „Ursache" dürfen wir diese Dinge eben darum jetzt nennen, weil sie, wie später des Näheren ausgeführt sein wird, in typisch ortsbestimmender Beziehung zu den Differenzierungsresultaten stehen, und weil wir uns, wenigstens im Prinzipiellen, mit Verlagerung dieser Ursachen auch ihre Effekte verlagert denken können. Den roten Stoff der Tubularia zwar (pag. 747) können wir nur „Mittel" nennen, denn hier ist nicht die Anwesenheit desselben an irgend einem Orte, sondern eine Operation „Ursache" von Neubildung. Auch das grüne Ektoplasma der Ctenophoren ist „Ursache" nur für die Lokalisation des Ektoderms im allgemeinen, sonst aber „Mittel". —

Endlich wäre zu erwägen, dass die in der Eiorganisation gegebenen organogenen Faktoren natürlich selbst wieder Effekte weiter zurück liegender Ursachen sind: ist doch das Ei ontogenetisch entstanden wie jede andere Zelle. Doch soll hier nicht näher auf diese oben (pag. 724) schon gestreifte Frage nach der Genese der Eiorganisation eingegangen werden, da sehr wenig Positives darüber zu sagen ist, und alles zur Zeit Vorliegende ziemlich erschöpfend von mir [25, pag. 90—100] vor einiger Zeit zusammengefasst wurde.

3. Von den Richtungsreizen.

Herbst (4) hat in umfassender Weise zur Geltung zu bringen versucht, das Richtungsreize, wie sie aus der Botanik bekannt sind, bei

ontogenetischen Ausgestaltungen eine grosse und wichtige Rolle spielen möchten.

Man unterscheidet botanischerseits taktische und tropische Richtungsbewegungen („Taxis" und „Tropismus"), je nachdem frei bewegliche oder wachsende Teile sich auf eine Reizquelle, als Ursache ihrer Bewegung, hinbewegen; diese Terminologie ist von Herbst acceptiert und soll auch hier angewendet werden.

Herbst selbst hat bezüglich der meisten von ihm diskutierten Fälle nicht experimentiert, konnte also nicht beweisen, sondern nur wahrscheinlich machen; immerhin lohnt es, die von ihm beispielsweise besprochenen Fälle hier in extenso mitzuteilen, da dieselben, wegen der sehr sorgfältigen ihnen zu Teil gewordenen Begründung, künftigen Experimentaluntersuchungen als gute Ausgangspunkte dienen könnten.

Die Beobachtung, dass an jenen seltsamen Larven, welche durch Zusatz eines Lithiumsalzes aus Seeigeleiern gezogen waren, die Kalkbildungszellen andere Orte einnahmen als normalerweise, führte ihn (3) zuerst auf den Gedanken, dass hier „richtende Kräfte" vorliegen möchten, und dass diese im Falle der Lithiumentwickelung „an andere Orte des ektodermalen Teiles verlegt worden" seien. Im allgemeinen glaubt er, das Wandern jener Zellen teilweise wenigstens auf Grund einer „Oxygenotaxis"[1]) erklären zu können: sie legen sich normalerweise nämlich nur dem Ektodem, bei den „Lithiumlarven" aber, welche keine innere Faltenbildung besitzen, in freilich seltenen Fällen auch denjenigen Abschnitten an, welche der Natur seiner Zellen nach, als Entodermteil zu bezeichnen ist. Wir kommen auf die Frage, ob hierdurch jenes Wandern der Kalkbildner wirklich erklärt sei, zurück.

Die Fälle ontogenetischer Ausgestaltung, für welche Herbst hypothetischerweise Richtungsreize als Ursachen in Anspruch nimmt, sind nun folgende: das Wandern der Furchungszellen von Arthropodeneiern an die Keimoberfläche, das Verhalten der Vitellophagen im Insektenei, die Bildung der „Schwannschen Scheide" durch Wandern von Mesenchymzellen, die Entstehung der Hüllen um Gefässe und in anderen Fällen, die Genese des Polycladendarms, die Entwickelung der Turbellarien und, ein vermutlich als Tropismus, im Gegensatz zu den vorstehend geschilderten „Taxen", geschehender Vorgang, das typische Auswachsen der Nervenfasern an ihre Orte.

Bewiesen, wie gesagt, ist die Beteiligung von Richtungsreizen in den geschilderten Fällen nicht, aber sie ist sehr wahrscheinlich, und die Prüfung ihrer Richtigkeit gewiss eine dankenswerte Aufgabe.

---

1) Herbst sagt „Oxygenotropismus"; nach der später von ihm acceptierten Terminologie muss es aber heissen, wie hier im Text.



Dass sie nämlich wahrscheinlich ist, sehen wir daran, dass mindestens in zwei Fällen die Beteiligung von richtenden Reizen, die von typischen Orten aus im Sinne einer „Attraktion“ ausgehen, an ontogenetischen Vorgängen in der That bewiesen ist:

Es fand Loeb (4), dass bei Embryonen von Fundulus durch Zusatz von Kalisalzen zum Wasser wohl die Herzpulsationen aber nicht die Entwickelungsvorgänge gehemmt werden, nur eine Kategorie der letzteren findet nicht statt und zwar das Hinwandern der Farbzellen des Dottersacks auf die Gefässe desselben: Loeb schliesst daraus, dass mit Wegfall der Blutcirkulation in den Gefässen eben auch eine bewegungsrichtende Reizwirkung, die sonst von ihnen ausgeht, in Wegfall gekommen sei; er sieht die Farbzellen als chemotaktisch für Sauerstoff an.[1])

Ich selbst (24) versuchte richtende Reize für das Objekt nachzuweisen, an welchem Herbst zuerst der Gedanke ihrer Möglichkeit gekommen war, für das primäre Mesenchym der Echiniden: diese Zellen ordnen sich am Ektoderm zu einer typischen bilateralen Figur; ich vermutete: infolge einer von hier ausgehenden richtenden Wirkung, und ich bewies meine Vermutung dadurch, dass ich durch Schütteln die Mesenchymelemente gleich nach ihrem Austritt aus dem Blastoderm zerstreute und dann fand, wie sie nichtsdestoweniger ihre typischen Orte am Ektoderm aufsuchten: dieses Aufsuchen typischer Lagerung von atypischen Orten aus schloss jede andere bewegungsbestimmende Möglichkeit für jene Zellen mit Ausnahme einer direkten von typischen Ektodermstellen ausgehenden richtenden Wirkung aus. Hiermit ist zugleich jene Erklärung des Wanderns der Mesenchymzellen auf Grund von Oxygenotaxis seitens Herbst (3) zum mindesten mit einer notwendigen Erweiterung versehen, wenn nicht ganz unnütz geworden; hatte er doch selbst bemerkt, dass für das spezifisch-Typische jenes Wanderns in jenem Faktor noch keine zureichende Ursache gegeben sei. Seine Angaben über mögliche völlige Verlagerung der für die Mesenchymzellen typischen definitiven Orte (in den „Lithiumlarven“) hatten dagegen wohl die Beteiligung von Richtungsreizen an dem hier vorliegenden Geschehen nahezu ebenso „bewiesen“, wie sie von mir auf anderem Wege bewiesen ist.

Was für eine Art von „Taxis“ den von mir konstatierten Vorgängen zu Grunde liegen möchte, das weiss ich nicht; vielleicht darf man an Chemotaxis denken, vielleicht aber auch an eine typisch-vitale Attraktionsart sui generis.

---

[1]) Neuerdings (Biol. Lect. Wood's Holl in 1897/8. 1899 pag. 227) dehnt Loeb seine Anschauung auch auf die Farbzellen des Embryo selbst aus, lässt neben Chemotaxis auch Stereotaxis beteiligt sein und spricht ferner von einem richtenden Einfluss seitens des Nervensystems.

Das wirklich planmässig Erforschte und das Bewiesene in Hinsicht des Anteils von fern gerichteter Bewegungen an der Ontogenese ist hiermit dargestellt.

Roux's Ermittelungen (19) über Zellnäherungen, die ihn selbst zum Aussprechen der allgemeinen Möglichkeit der Beteiligung richtender Fernwirkungen an ontogenetischen Ausgestaltungen veranlasst haben, gehören nach unserer Ansicht nicht hierher: es fehlt ihnen der Charakter des Richtens von fern her; war doch gerade der Umstand, dass sie sich nur auf Distanzen von weniger als einem Zelldurchmesser hin äussern, für uns der Beweggrund, in ihnen reine Kapillarnäherungserscheinungen zu erblicken (vgl. pag. 761).

Ob bei den Resultaten der Verwachsungsversuche von Born (4), Wetzel (1, 3), Joest und Harrison Richtungsreize eine Rolle gespielt haben, ist leider nicht mit Sicherheit aus den Darstellungen zu entnehmen; in hohem Masse war es sicherlich nicht der Fall. Es wäre aber sehr zu wünschen, dass künftige Untersucher solcher Dinge ein besonderes Augenmerk auf diese Möglichkeit richten möchten.

Wenn sich in den Joestschen Versuchen die Centralblutgefässe des Verwachsungsprodukts in Verbindung setzen, auch wenn der eine Konstituent um die Längsachse derart gedreht war, dass die Lumina der Blutgefässe um etwa das Dreifache ihres Durchmessers von einander entfernt waren, so schiebt das Joest wohl mit Recht auf die allgemein vorkommende Kollateralenbildung: nach zufälliger Kommunikationsherstellung mittelst der Kollateralen mag sich einer ihrer Äste durch die Funktion stärker entwickelt haben (vgl. pag. 803).

Derselbe Forscher nimmt aber für die Vereinigung der Centralnerven-Systeme seiner Regenwürmer, wenn die Verwachsung nach geringer Drehung der Längsachsen des einen erfolgt war (nach Drehung von 90° kam es nicht zur Vereinigung) geradezu Richtungsreize im Sinne von Herbst in Anspruch.

In den Bornschen Versuchen haben sich die Vor- und Urnierengänge, und das Centralnervensystem bei den Konstituenten in Kommunikation gesetzt, auch wenn sie sich wohl nicht unmittelbar berührten; auf weitere Distanz hin scheint das nicht der Fall gewesen zu sein. Etwas Positives kann man hier nicht aussagen; selbst die Facten sind nur erschlossen.

Bei den Verwachsungserscheinungen selbst dürften ebenso wie bei den von mir (26) beobachteten Verwachsungen von anfänglich vorhandenen Doppeldärmen in Asteriaslarven physikalische Verhältnisse (der Oberfläche ?) die einleitende Rolle spielen; vielleicht spielen sie auch eine Rolle bei Vereinigungen auf kurze Distanz hin.

Im übrigen wäre zu erwägen, dass in Fällen wo, wie oben im Anschluss an Joest für das centrale Nervensystem des Regenwurmes geschildert, gleiche Organe sich nicht auf nur „sehr" kleine Distanzen hin vereinigen, solches eben wohl auf einen „richtenden" Reiz, aber nicht ohne weiteres auf eine solche Art von Richtungsreizen, wie sie aus der Botanik bekannt sind, hinweist. Es würden sich ja Teile gleicher Beschaffenheit vereinigen, während bei chemischen Richtungsreizen, und sie allein könnten unter dem Bekannten in Betracht kommen, gerade auf Grund differenter Beschaffenheit von Reizquelle und gereiztem Objekte die Wirkung erfolgt (cf. auch pag. 761 f.).

So würden hier also wohl „Richtungsreize" aber damit doch nichts Bekanntes vorliegen können, und wir müssen uns, denke ich, überhaupt hüten, auch z. B. für den Fall der Mesenchymzellen des Seeigels, spezifisch-vitale richtende Fernwirkungen von vornherein auszuschliessen.

Dass Blutgefässe eine Tendenz haben in alle möglichen abnormen Bildungen, wie Geschwülste, hineinzuwuchern, ist aus der Pathologie bekannt: hier mögen auch in der normalen Ontogenese verwendbare Arten von Richtungsreizen vorliegen.

Wie verbreitet überhaupt Zellwanderungserscheinungen im Organismus sind, wissen wir vorwiegend durch Metschnikoff; die von ihm studierten Fälle haben aber keinen formativen Wert. Bei Degenerationen vorübergehender Organe scheinen Wanderzellen nicht die Degeneration zu veranlassen, sondern nur die Degenerationsprodukte wegzuschaffen.

4. Von den formativen Reizen.

a) Begriff. Botanisches.

„Alle Auslösungsursachen, welche in qualitativer Hinsicht bestimmt charakterisierte Gestaltungsprozesse einleiten", hat Herbst (5) im Anschluss an Virchow und Billroth als formative (morphogene) Reize bezeichnet.

In der Botanik sind äussere Agentien als formative Reize seit langer Zeit bekannt, und von Herbst ist das grosse hier vorliegende Material analytisch durchgearbeitet und geordnet worden, bei ihm, sowie auch in den Werken von Sachs, Pfeffer, Goebel, Vöchting mag der Leser sich die botanische Ergänzung zu dem hier über zoomorphologische Verhältnisse mitzuteilenden holen.

Besser freilich würden wir das, was wir hier zu sagen haben, eine „Ergänzung" nennen, denn es ist so gut wie nichts, während in jenen

botanischen Ermittelungen ein wohlbebautes Feld, wenigstens soweit gröbere Anordnungsverhältnisse der Organe in Frage kommen, vor uns liegt.

Äussere Agentien, sagten wir, seien von den Botanikern in Hinsicht ihres formativen Wertes studiert worden; äussere Agentien sind nun in der Ontogenese der Tiere nur in ganz wenigen Fällen formativ. In der weit grösseren und vielseitigeren funktionellen Abhängigkeit, welche die Pflanzen, gegenüber den Tieren, von äusseren Faktoren zeigen, mag dieser Unterschied, wie so viele andere zwischen beiden „Reichen" begründet sein; könnte man doch als allgemeines Ergebnis jener botanischen Forschungen beinahe den Satz formulieren, das ein Organ allemal dasjenige äussere Agens zum formativen Entstehungsfaktor hat, zu dem es später physiologisch in Beziehung tritt. Auf diese Sachlage ist wiederholt, z. B. auch von Loeb, hingewiesen worden.

In nur sehr wenigen Fällen bezieht sich übrigens bei Pflanzen die formative Wirkung der äusseren Faktoren auf die feinere, intime Ausgestaltung (Marchantia, Thuja, Wasserpflanzen etc.), in der Mehrzahl der Fälle besorgt sie nur im allgemeinen die Orientierung zusammengesetzter, d. h. aus „Elementarorganen" zusammengesetzter, Organe an einander.

Herbst hat formative Reize bei Pflanzen studiert, um gleichsam ein Material für Verständnis der tierischen Ontogenese zu gewinnen; dass es sich hier um eigentlich „äussere" Agentien in der Mehrzahl der Fälle nicht handelte, war von vornherein klar[1]), denn die wenigen Fälle, in denen es sich um sie handelt, wie die Abhängigkeit der Farbstoffbildung von Licht oder Wärme (Flemming, Fischel [2, 3], Loeb [14], Faussek, List u. a.), wie die Membranbildung des Seeigeleies, welche nicht nur durch das befruchtende Spermatozoon, sondern nach O. und R. Hertwig auch durch fein verteiltes Chloroform, nach Herbst (2) durch manche andere chemisch reizende Stoffe, sogar zweimal hinter einander, ausgelöst werden kann, sind nicht eigentlich ontogenetische Differenzierungsvorgänge. Aber es mochten Fälle vorhanden sein, in denen ein Teil des werdenden Organismus für den anderen ein „äusseres" Agens und damit ein formativer Reiz werden konnte und für das Studium solcher Fälle mochte eine genaue Kenntnis der botanischen Verhältnisse als Vorbereitung gewinnbringend sein. Freilich waren bei Hydroidpolypen echte äussere formative Reize schon vor Herbsts Darlegungen bekannt, aber diese festsitzenden „indeterminierten" Tierformen (s. o. pag. 773) hat man nicht mit Unrecht „Zoophyten", Pflanzentiere, seit

1) Von Blanc (1) ist behauptet worden, dass starkes Licht die Anlage des Embryo im Hühnerei in der Mehrzahl der Fälle orientiere, indem das Kopfende der Lichtquelle zugewandt sei; man wird eine Bestätigung dieser nur sehr vorläufig und kurz vor sieben Jahren mitgeteilten Angaben abwarten müssen.

alters benannt; was für sie hinsichtlich der Ausgestaltung durch äussere Reize gilt, gilt eben nur für sie, betrifft übrigens, wie bei der grossen Mehrzahl der botanischen Fälle, nur gröbere Verhältnisse der Anordnung, nicht die intime Differenzierung.

b) Äussere formative Reize.

Erörtern wir nun zunächst kurz im einzelnen die bei den Zoophyten in Bezug ihrer Differenzierung auf formative äussere Reize hin aufgedeckten Thatsachen.

Ich (2) fand bei Sertularella polyzonias, dass die unter gewissen Umständen gebildeten Stolonen immer an der Lichtseite entstehen (diese Stolonen zeigen später positiven und darauf negativen Heliotropismus, was wieder für den Satz von der Harmonie äusserer formativer und physiologischer Reize spricht).

Sehr eingehend studierte bald darauf Loeb (1, 2) die Abhängigkeit der Gestaltung der Hydroiden von äusseren Reizen: von der Schwerkraft erwies sich in hohem Masse abhängig die äussere Ausgestaltung von Antennularia: Sprosse entstehen „oben", Stolonen „unten", nach unten gewendete Fiedern können als Stolonen weiterwachsen. Ähnliche aber nicht so deutliche Resultate gaben Versuche an Aglaophenia, die ich mit gleichem Resultat wiederholte; auch an einer Sertularellaspecies konnte ich (7) einen Einfluss der Gravitationsrichtung auf die Entstehung gewisser Stolonen nachweisen. Tubularia ergab Loeb keine Beeinflussung durch die Schwerkraft und zeigte überhaupt „Polarität" nur in Hinsicht der Geschwindigkeit der Polypenbildung am oralen und aboralen Ende, welche Polarität aber auch, nach meinen Ergebnissen (30), schon durch einmaliges Geschehensein aboraler Polypenbildung zum Verschwinden gebracht wird.

Sonst dürfte „Polarität" bei Hydroiden (im Gegensatz zu vielen Pflanzen — Vöchting) stets auf Rechnung von Gravitationseinflüssen zu setzen sein.

Nach einer sich an Sachs anlehnenden von Herbst allgemein verwendeten Terminologie können wir alle durch das Licht formativ bestimmten Bildungen Photomorphosen, die durch Gravitationswirkung bestimmten Geschehnisse Barymorphosen nennen.

Thigmomorphosen in diesem Sinne, d. h. Formauslösung durch Kontakt, hat Loeb (5) bei Margelis und Pennaria aufgefunden: Stolonen entstehen hier an solchen Orten, wo, gleichgültig ob basal oder terminal, der Stamm mit festen Körpern in Berührung ist.

Es ist klar, dass alle an Cölenteraten gewonnenen Ergebnisse sich nur auf die reale Orientierung von in allen denkbaren Lageverhält-

nissen möglichen Teilen komplexer Formgebilde beziehen, wie ja auch meist die an Pflanzen konstatierten. Solche Wirkungsweisen der Aussenwelt waren schon aus blossem Studium der Architektonik von Hydroidenstöcken zu erwarten und sind von mir (1) schon vor ihrer wirklichen Entdeckung auf Grund eines solchen in ziemlich weitem Umfange vermutet worden, in einem Umfange, der wohl Grund zu der Hoffnung giebt, sie möchten auch künftig noch in vielen Fällen zu eruieren sein.

Auf intimere Verhältnisse beziehen sich die geschilderten Ergebnisse in keinem Falle, immerhin sind sie als formbestimmend zu bezeichnen, im Gegensatz etwa zu dem Befunde Loebs (14), dass Eudendrium ohne allgemeinen Lichtzutritt überhaupt keine Polypen bildet (s. o. 740), hier steht der Lichtzutritt zu Spezifischem der Formausgestaltung in keiner Beziehung, sondern dieses war schon vorher in den „Bestimmungen des Systems“ bestimmt.

Näheres über die Art und Weise, wie äussere Reize formativ wirken, wissen wir nicht. Von Sachs und Loeb ist die Theorie der sogenannten organbildenden Stoffe ausgebildet worden: diese „Stoffe“ sollen durch das äussere Agens lokal gebildet oder (durch „Taxis“?) angesammelt werden und dort, wo sie sich sammeln, Organbildung im Gefolge haben. Abzulehnen ist diese Art der Auffassung nicht; die „organbildenden Stoffe“ würden „Mittel“ der Ontogenese in unserem Sinne sein. Zur Erklärung des Typisch-Spezifischen des Geschehens bieten sie natürlich keine Handhabe (vergl. oben pag. 746).

c) Innere formative Reize.

Wir gehen über zu den Fällen, in denen innere formative Reize eine ontogenetische Rolle spielen möchten. Es giebt hier eigentlich nur einen bekannten „Fall“, er rührt von Herbst (3) her und ist es, der diesem Forscher den Gedanken an die Möglichkeit einer allgemeinen Beteiligung solcher Geschehnisse am ontogenetischen Ablauf eingab.

Durch Zusatz von Kalisalzen hatte Herbst die Skelettbildung an Pluteis von Echiniden unterdrückt, wie vorher schon Pouchet und Chabry[1]) durch teilweise Ausfällung des Kalkes, und Hand in Hand damit unterblieb stets die Armbildung derselben: wahrscheinlich wurde damit ein genetischer Zusammenhang zwischen beiden. Bewiesen wurde ein solcher Zusammenhang durch folgenden Befund:

Wenn „Lithiumlarven“ in normales Seewasser zurückgebracht worden sind, bilden ihre verlagerten (s. o. pag. 784) Mesenchymzellen bis zu 5 (anstatt 2) Kalkdreistrahler! Hand in Hand mit der Weiterbildung dieser

[1]) Journ. anat. et physiol. 25. pag. 298.

Skelettanlagen geht nun die Bildung von ebenso vielen, atypisch wie sie gelagerten, Armen, sodass die Skelettbildung der Echiniden als zum Armauswachsen in formativer Beziehung stehend nachgewiesen ist.

Das ist wenig, aber etwas. In einem anderen Fall, in welchem an die Existenz eines formativen Berührungsreizes zu denken gewesen wäre, erwies sie sich als mit Sicherheit nicht vorhanden: man hätte erwarten können, dass der Mund der Echinodermenlarve sich dort im Ektoderm bilde, wo der Urdarm sich ihm anlegt; aber auch Larven, deren Darm nach aussen gewachsen ist, erhalten ganz richtig ihren Mund. (Driesch [12]).

So ist denn dieses wichtige Kapitel schon erledigt und mag mit einigen Exkursen beschlossen sein.

Dass alle durch Bakterien und andere Parasiten hervorgerufenen organischen Bildungen auf formative Reize in unserem Sinne hin entstanden sind, ist klar; das sind aber keine Bildungen der normalen Ontogenese[1]), vielleicht sind es sekundär-regulative, nämlich Schutzbildungen; mit Sicherheit gehört wohl unter diesen Gesichtspunkt die Bildung bindegewebiger oder kalkiger Kapseln.

d) „Dichogenie."

Wenn, wie Maupas meint, durch höhere Temperatur, wie es aber nach Nussbaum (5) wahrscheinlich ist, durch bessere Ernährung bei Hydatina Weibchen entstehen, im entgegengesetzten Falle Männchen, so sind damit keine das ontogenetische Geschehen hervorrufende, sondern es in seiner Spezifität bestimmende Faktoren gegeben.

In fast noch höherem Grade gilt das, wenn Grassi die Abhängigkeit der verschiedenen Individuenformen der Termiten von Ernährungsverhältnissen zeigt. Auch hier wird nicht angegeben, welche „Ursachen" nun nach einander die ontogenetischen Gestaltungen bedingen, sondern es werden „Mittel" in unserem Sinne namhaft gemacht, welche zur Erzielung ontogenetischer Effekte notwendig sind, geradeso wie bei Eudendrium das Licht nach den Ermittelungen Loebs ein Mittel für die Polypenbildung ist.

Ähnliche, nur weniger geklärte Verhältnisse scheinen bei Bienen und Ameisen vorzuliegen, und für erstere ist ausserdem die Thatsache bekannt dass nur befruchtete Eier Weibchen liefern können.

Wir werden später noch erörtern, dass das Hauptkennzeichen ontogenetischer Ursachen ihr lokalisierender Wert ist; Lokalisationsbestimmung des ontogenetischen Geschehens wird aber in den hier letzthin er-

[1]) Auch die Placentabildung, bei der formative Reize natürlich eine deutliche Rolle spielen, ist das nicht.

örterten Fällen nicht ermittelt, sondern Bestimmung von Spezifität; es heisst nicht: „entweder geschieht hier etwas oder nicht“, sondern „entweder geschieht dieses oder jenes“, oder auch „entweder geschieht etwas oder nicht“, aber ohne Hinzufügung des Wörtchens „hier“.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse in jenen zahlreichen botanischen Fällen, die de Vries als „Dichogenie“ bezeichnet hat; es kann von äusseren oder anderen Faktoren abhängen, ob an dieser Stelle dieses oder jenes, z. B. ein grünes oder ein schuppiges Blatt entsteht, aber dass an dieser Stelle überhaupt etwas entsteht, dafür giebt es andere Ursachen, und nur in diesen würden wahrhaft „formative“ Reize in unserem Sinne ermittelt. „Es schafft also in Fällen der Dichogenie eine äussere (Schwerkraft, Licht etc.) oder eine innere (Amputationen) Induktion die Bedingung dafür, dass der Effekt der wie sonst statthabenden organbildenden Induktionen ein anderer wird“ (Driesch [19].)

e) „Umwandlung“.

In noch viel deutlicherer und zwar in indeterminierter, nicht nur zwischen zwei am Organismus überhaupt gegebenen Möglichkeiten schwankender Weise wird der „Effekt der wie sonst statthabenden organbildenden Induktionen ein anderer“, wenn Fälle vorliegen, die geradezu als Umwandlungen der Spezifität zu bezeichen sind, und die Basis für eine rationelle Erforschung des Descendenzproblems abgeben: hierher gehören zum grössten Teil die Untersuchungen von Herbst (1, 3) über die gestaltende Wirkung des Lithiums, hierher die Ergebnisse von Standfuss, Weismann (2) u. a. an Schmetterlingen. Eine nähere Diskussion dieser Dinge gehört in unseren „entwickelungsphysiologischen“ Aufsatz nicht hinein.

Früher (15) habe ich das Wesentliche der vorliegenden Sachlage einmal mit den Worten gekennzeichnet, dass hier auf den Umwandlungsreiz hin „die Reaktionsfähigkeit in Hinsicht ontogenetischer Reize reagiere“, man könnte aber vielleicht auch sagen, dass der Umwandlungsfaktor den bereits eingetretenen ontogenetischen Effekt erst beeinflusse.

Nicht immer wird es ganz leicht sein, im Einzelfalle zu sagen, ob ein Formgeschehen auf äussere Reize hin von der Umwandlungs- oder von der Entwickelungsphysiologie in Anspruch zu nehmen sei. Ich denke hier an die Wasserpflanzen und die Analyse ihrer Ausgestaltung seitens Herbst. Aber der logische Unterschied des „Umwandlungs-“ und des „Entwickelungs“-Geschehens bleibt darum doch bestehen: wenn an Stelle eines anderen ein neuer Effekt auftritt, der wirklich für die „Species“ typisch-neu und nicht nur (wie im Falle der Grün- und Schuppen-

blätter und in allen Dichogoniefällen) relativ-lokal neu ist, werden wir immer von Umwandlungsgeschehen reden müssen.

f) Schluss.

Um uns zum Schlusse wieder mit einigen Worten dem eigentlichen Thema dieses Abschnittes, d. h. den echten formativen ontogenetischen Reizen zuzuwenden, so mag, zur Aufmunterung für künftige Forschungen, kurz darauf hingewiesen sein, dass sich gestaltende Einflüsse der Teile des Organismus auf einander vermuten lassen auf Grund solcher Befunde, wie des (freilich nicht über allen Zweifel erhabenen) Vikariierens von Schilddrüse und Hypophysis, und auf Grund gewisser Degenerationserscheinungen peripherer Teile nach Nervendurchtrennung; schon O. Hertwig (12, pag. 199) hat darauf hingewiesen, dass die Degeneration von Sinnesepithelien [1]) z. B. der Geschmacksknospen (S. Meyer u. a.), hier nicht auf Rechnung des Fehlens „funktioneller Anpassung" gesetzt werden könne, da sie doch nach wie vor den für sie normalen Reizen zugänglich bleiben, und auch von der centralen Verbindung gelöste Muskeln degenerieren viel intensiver als bei blossem Fehlen von Übung. Das alles und Anderes wie z. B. die Effekte der Kastrierung (Rörig u. a.) oder anderer Extirpationen (sécrétion interne [2]), wie das rechtzeitige Funktionieren der Milchdrüsen auch nach erfolgter Transplantation also am atypischen Ort (Ribbert [5]), weist, wenn schon nicht auf gestaltungshervorbringende, so doch auf gestaltungserhaltende und allgemein funktionelle Beziehungen der Teile des Organismus im Verhältnis zu einander hin; wie sie vermittelt werden, wissen wir im einzelnen freilich nicht.

5. Von der funktionellen Anpassung.

a) Roux's Theorie. Definitionen.

Roux (3) hat den Namen „funktionelle Anpassung" geschaffen, und er ist jetzt ein eingebürgertes Wort; ob er einen analytisch einheitlichen Begriff bezeichnet, ist eine andere Frage, welche wir im Verlaufe der folgenden Betrachtung zu erledigen suchen wollen.

Durch Ausübung einer „Funktion" entstandene Formresultate hat Roux als Effekte funktioneller Anpassung bezeichnet; sie eben sollten „Anpassung" an die Funktion sein, die Verstärkung von Muskeln oder

1) Von Szymonovicz ist ein formativer Einfluss der Nervenfasern auf die Entstehung von Sinnesepithelien (Tastzellen des Entenschnabels) behauptet worden; bewiesen ist von ihm aber ein solcher Einfluss nicht, weswegen wir seinem Befund hier nur diese kurze Notiz widmen können.

2) Vgl. hierzu die Abschnitte über „Correlation" in der Année biologique.



Drüsen, aber auch z. B. die typische Anordnung der Knochenspongiosa sind solche „Anpassungs"effekte.

Roux glaubte den Vorgang der funktionellen Anpassung „erklären" d. h. ihn auf einfachere Grössen zurückführen zu können, und die kurze Darstellung dieses Erklärungsversuches soll unsere Betrachtungen einleiten.

Die Grundthatsache, auf welche alle spezifischen Effekte funktioneller Anpassung zurückgeführt werden, ist diese, dass jede Zelle durch Ausübung ihrer Funktion gekräftigt und eben damit zu stärkerem Wachstum und zu Teilung angeregt werde: durch Nichtausübung der Funktion wird sie umgekehrt geschädigt, aber nicht nur unmittelbar, sondern auch mittelbar, indem nämlich ein „Kampf" zwischen den Zellen eines Organs um den Raum und um die Nahrung stattfindet, in welchem die funktionierenden und daher kräftigeren Elemente den nichtfunktionierenden, schwächeren die Subsistenzmittel entziehen; so müssen denn letztere zu Grunde gehen.

Indem wir uns zur Prüfung der Richtigkeit dieser Ansicht anschicken, wollen wir gleichzeitig erwägen, welcher Art eigentlich die verschiedenen Fälle seien, die sie erklären soll; vielleicht wird diese Erwägung allein schon hinreichen, um über den Wert oder Unwert dieser Theorie zu urteilen.

Es erscheint nun zunächst klar, dass das Wort „Funktion" in zwei ganz verschiedenen Bedeutungen gebraucht wird: Funktion eines Skelettmuskels ist die Bewegung von Gliedmassen, diese Art „Funktion" äussert sich infolge des harmonischen Baues des ganzen Organismus, wir wollen sie harmonische Funktion nennen; Funktion eines Muskels, im besondern seiner Konstituenten, ist aber auch die Kontraktion, sie und ihre Analoga mögen Eigenfunktionen genannt werden. Für das Pankreas ist also entsprechend die Verdauung die harmonische, die Trypsinausscheidung die Eigenfunktion.

Bezüglich der Muskeln und Drüsen meint Roux natürlich, dass sie sich unter Einfluss ihrer Eigenfunktion gestalten, indem ihre Elemente durch die Ausübung derselben stärker werden und somit eine Volum- und Elementzahlzunahme des Ganzen zur Folge haben.

b) Muskeln und Drüsen.

In Hinsicht des Thatsächlichen sei zunächst bemerkt, dass für drüsige Organe wie Mamma, Leber, Niere in der That, z. B. von Ribbert (1), eine funktionelle Hypertrophie und Hyperplasie konstatiert ist. Bei der Verstärkung der Skelettmuskeln[1]) scheint dagegen nur Hypertrophie, keine

[1]) Die regulatorische Längenänderung der Skelettmuskeln mit wechselndem Ansatzpunkt, in Korrelation zur Sehnenlänge, sei hier nur genannt; ein in genetischer Hinsicht zur Zeit wirklich diskuttierbares Problem dürfte hier noch weniger vorliegen, als das

Zahlzunahme der Elemente vorzuliegen, wie sich denn fertige quergestreifte Skelettmuskelfasern wohl überhaupt nicht teilen können; wenigstens konstatierte die einzige exakte, freilich nur an zwei Individuen (Hunden) ausgeführte Untersuchung (Morpurgo) keine Hyperplasie. Am Herzmuskel (Zielonko) und an glatten Muskeln ist aber wieder Hypertrophie und und Hyperplasie gleichermassen gefunden worden, und so mögen wir denn in der allgemeinen Diskussion immer auf diese beiden Arten der Verstärkung Rücksicht nehmen [1]).

Es tritt uns nun die Frage entgegen, ob es erlaubt sei, einen besonderen Begriff, eben den der „funktionellen Anpassung", zur Kenntnis des in den geschilderten Fällen vorliegenden Verhaltens einzuführen, die Frage, ob jener Begriff nicht eine blosse teleologische Kollektivbezeichnung sei, ohne eigentlichen analytischen Wert, wie ihn die Begriffe des „richtenden" oder „formativen" Reizes besitzen.

Von Loeb (8) und mehr beiläufig von Vernon sind Gesichtspunkte geltend gemacht worden, welche diesen Zweifel in der That berechtigt erscheinen lassen.

Loeb geht davon aus, dass die Muskelkontraktion Spaltungsvorgänge zur chemischen Grundlage habe: Spaltungen aber vermehren die „Zahl der Moleküle", erhöhen somit den osmotischen Druck, dieser aber ist Vorbedingung des Wachsens (s. o. pag. 751), und so stellt sich denn die Verstärkung der Muskeln infolge ihrer Funktionsausübung als ein sehr wohl weiter analysierbarer Vorgang dar, als letzthin abhängig von Bedingungen, die man auch wohl künstlich, ohne jede Beziehung auf die Funktion, herstellen könnte, wie man ja auch eine Tubularia zu rascherem Wachstum bringen kann dadurch, dass man sie in verdünntes Seewasser bringt.

Vernon schliesst aus der Thatsache, dass geringe Mengen Harnstoff oder Harnsäure einen begünstigenden Einfluss auf das Wachstum der Echinidenlarven haben, dass auch wohl in der vorgenannten funktionellen Anpassung nichts anderes als ein gewisser fördernder Einfluss seitens in nicht zu grosser Menge vorhandener Stoffwechselprodukte vorliegen möchte.

Wir wollen von keiner der beiden Ansichten sagen, dass sie richtig, oder dass sie falsch sei. Wohl aber können wir sagen, dass jede von beiden möglich sei. Damit ist ja aber schon gezeigt, dass, wenigstens

---

leider schon hinsichtlich der meisten in diesem Abschnitt behandelten Dinge der Fall ist (Roux [5], Marey, Joachimsthal).

1) Übrigens ist an Muskeln die Massenzunahme des Plasmas, der kontraktilen Substanz, auf alle Fälle das eigentlich wesentliche, was sich schon darin kund giebt, dass gerade am atrophierenden Muskel Kernvermehrungen häufig sind.



in gewissen Fällen, in denen, die wir bisher erörterten, der Begriff der „funktionellen Anpassung“ prinzipiell die Auflösung in Effekte „formativer“ (und zwar chemischer) Reize gestatte, dass er vielleicht also nicht mehr als nur ein teleologischer Kollektivbegriff sei.

Doch brechen wir einstweilen diese Betrachtung ab, und wenden wir uns anderen Effekten „funktioneller Anpassung“ zu.

c) Knochenstruktur.

Es ist bekannt, dass die Spongiosa der Skelettknochen eine Anordnung in „Druck- und Zuglinien“ zeigt, d. h. eine solche Anordnung, wie sie ein Ingenieur einer Widerstand leisten sollenden Substanz unter gleichen Bedingungen geben würde.

Mit diesem Befunde ist natürlich gar nichts über die Art seiner Entstehung ausgesagt, ja wir wissen geradezu (z. B. durch Schmidt), dass solche zweckmässige „funktionelle Strukturen“ ohne jede Beziehung zur Funktionsausübung embryonal typisch angelegt werden können, und Entsprechendes gilt von der Beschaffenheit der Gelenke (Tornier [1]). Wer hier von „Vererbung“ früher einmal funktionell „erworbener“ Eigenschaften reden will, verlässt den wissenschaftlichen Boden, denn wir wissen von solcher Art der Vererbung gar nichts.

Also durch das Studium fertiger funktioneller Strukturen, wie es auch für bindegewebige Organe (Roux [4]) für Blutgefässe (Roux [1, 2]) u. a. vorliegt, gewinnen wir gar keine kausal-genetische Einsicht; sei auch dieses Studium noch so „vergleichend.“

Es liegen nun aber, namentlich seitens J. Wolff und Roux (5), Ermittelungen vor, welche zwar nicht eigentlich Experimente, sondern, um mit Roux zu reden, „Naturexperimente“ darstellen, die aber hier den Wert künstlicher Versuche besitzen; das sind Fälle schief geheilter Knochenbrüche.

Solche Objekte nämlich zeigten stets auch eine „funktionelle Struktur“ der Spongiosa, und zwar mit Rücksicht nicht etwa auf die alte, sondern auf die neue Beanspruchung, wie sie in den durch die schiefe Heilung veränderten statischen Bedingungen gegeben ist, und zwar zeigte sich der Effekt solcher „funktioneller Anpassung“ nicht nur im Heilungsbezirk selbst, sondern auch in erheblich davon entfernten Orten.

Fragen wir uns. ehe wir auf eine nähere Diskussion eingehen, zunächst einmal, was hier eigentlich konstatiert sei.

Ein Experimentalverlauf ist auch hier nicht festgestellt, sondern ein Experimentalresultat: der Knochen wurde in einem Stadium, eben nach der Heilung, untersucht. Was lässt sich nun Sicheres daraus schliessen?

Es lässt sich meines Erachtens nicht sicher daraus schliessen, dass das erste Stadium der Heilung im Vorhandensein einer regellosen, ungerichteten Knochenmasse bestanden habe, in welche erst durch die Funktion Richtung gekommen sei, mag das immerhin als wahrscheinlich erscheinen. Es lässt sich aber, denke ich, aus dem Übergreifen der für die neuen Bedingungen zweckmässigen Struktur auf am eigentlichen Heilungsprozess unbeteiligte, von ihm entfernte Teile sicher schliessen, dass eben hier eine Umbildung der Struktur stattgefunden habe, und das dürfte für unseren Zweck als das Wichtigste erscheinen.

So giebt es denn also eine „funktionelle Anpassung“ in der Ausgestaltung der Knochenspongiosa. Was aber heisst hier der Begriff? Fragen wir uns zunächst einmal, wie Roux selbst sich hier seine Anwendung denkt:

Nach der Verletzung sollen an der Bruchstelle die Osteoblasten, „da mechanische Reize bei ihnen trophisch wirken, eine sehr ungestüme Vermehrung beginnen“, unter gleichzeitiger Knochenabsonderung, solange, bis genügender Schutz hergestellt ist. Ist das geschehen, so werden „die Verhältnisse andere; die fremden Reize hören auf, und die einzigen Reize sind wieder die statischen“. Somit wird nur in den „Drucklinien“ in Zukunft der Knochen erhalten bleiben, da nur hier fortwährend der Knochen neu gebildet wird, während durch die Osteoklasten bekanntlich eine permanente, allgemeine Auflösung des vorhandenen Knochens statthat.

Mir scheint, dass hier etwas ganz Anderes vorliegt, als in den oben an Muskel und Drüse studierten Effekten „funktioneller Anpassung“. Mir scheint ferner, dass Roux selbst sein für diesen Fall eigentlich erdachtes Schema der Erklärung des so betitelten Prozesses gar nicht einhält.

Wo bleibt hier der Begriff des „Kampfes“? Die Zerstörung des Nichtfunktionierenden ist hier ja ein positiv geleisteter Effekt: der „nicht funktionierende“ Knochen wird eben von den Osteoklasten zerstört, wie aller Knochen, auch der „funktionierende“, der nur immer wieder gebildet wird. Also von irgend welchem Nahrungsentzug“, einer „Konkurrenz“ und dergleichen kann gar keine Rede sein.

Somit bliebe vom Rouxschen Schema jedenfalls nicht mehr als die fördernde Wirkung des „Funktionierens“ übrig. Aber können wir selbst sie hier zu Recht bestehen lassen? Liegen denn die Verhältnisse, wie bei Drüse und Muskel?

Hier war Sekretion oder Kontraktion die Eigenfunktion; Ausübung derselben zog, gleichgültig wie, als formative Nebenwirkung Verstärkung nach sich.

Was ist nun bei den Osteoblasten, auf die, als die lebenden Elemente,

wir doch rekurrieren müssen, die Eigenfunktion? Das „Widerstandleisten" doch nicht etwa, das ist harmonische Funktion in unserer Sprechweise; also etwas anderes und zwar die Kalksalzsekretion. Die Eigenfunktion ist hier also an und für sich schon eine formative Leistung.

Nun nimmt Roux an, und wir wollen ihm das als wahrscheinlich zugeben, dass der auslösende Reiz für die Kalksekretion ein mechanischer Reiz, etwa Druck sei; dieses wäre also der funktionelle Reiz für die Osteoblasten, es wäre aber gleichzeitig ein formativer Reiz für sie, da ja eben ihre Funktion formativ ist.

So liegt denn die Sachlage ganz anders, als bei Muskel und Drüse: hier eine formative Nebenwirkung funktioneller Reize, bei den Osteoblasten eine formative Unmittelbarwirkung.

Können wir nun doch etwa noch die Rouxschen Gesichtspunkte halten? Prinzipiell dürfte es angehen, aber nur bei Zulassung grosser Unwahrscheinlichkeiten oder doch Unsicherheiten.

Wir müssten nämlich annehmen, dass die an und für sich, wie gezeigt, formative Funktionsinanspruchnahme der Osteoblasten gleichzeitig dieselben zu Wachstum und Teilung anrege[1]). So wäre wenigstens das Schema gewahrt, gewonnen freilich wäre recht wenig so.

Denn, wenn einmal den Osteoblasten in der postembryonalen Periode die Eigenschaft zuerkannt wird, auf mechanische Reize mit Knochenbildung antworten zu können, dann genügt auch eben diese Reizbarkeit zur Erklärung der Anwesenheit von Knochen dort, wo solche Reize vorliegen, nämlich in den Drucklinien; dann brauchen wir das Rouxsche Schema gar nicht, dann liegt eben ein formativer Reizeffekt, eine „Mechanomorphose" vor, zumal für die Nichtexistenz des Knochens an anderen Orten ja die Osteoklasten verantwortlich sind, womit der „Kampf"teil jenes Schemas ohne weiteres illusorisch wird[2]).

So ganz einfach liegt freilich die Sache nicht, und eine wirkliche exakte, gründlich experimentelle Prüfung dieser so viel erörterten Verhältnisse wäre überhaupt dringend geboten. Erinnert muss hier nämlich an

[1]) Jene von Roux vermutete „ungestüme Vermehrung" der Osteoblasten unmittelbar nach der Verwundung dürfte aber nicht anders als jeder regenerative Gewebsheilungsprozess aufzufassen sein und hat offenbar mit einer Zellvermehrung infolge von Funktionsausübung gar nichts zu thun.

[2]) Ganz abgesehen davon, dass er, wie alle „Kampfes"-Hypothesen ohne eigentlich erklärenden Wert wäre. Treffend bemerkt O. Hertwig ([12] pag. 288), dass man „durch Redewendungen wie Kampf der Teile im Organismus, Intraselektion etc." nicht mehr erfährt „von dem, was sich im Organismus abspielt, als der Chemiker von dem Zustandekommen einer chemischen Verbindung erfahren würde, wenn er sich mit der Formel eines ‚Kampfes der Moleküle im Reagensglas', als einem chemischen Erklärungsprinzip zufrieden geben wollte."



den Befund Ribberts (4) werden, dass an der künstlich gekrümmten Schwanzwirbelsäule des Kaninchens zuerst gerade dort Knorpel- und Knochenneubildung auftrat, wo das Gewebe entspannt, wo kein Widerstand zu leisten war (vgl. auch p. 831); hier würde also gerade das Gegenteil von Druck die erste atypische Knochenproduktion auslösen; später freilich gestaltete sich die Ordnung des neu Produzierten der funktionellen Inanspruchnahme gemäss, und so haben wir denn hinsichtlich der eigentlichen „Ausgestaltung" atypischen Knochens doch wohl wirklich etwas sicheren Boden unter den Füssen, mag die erste Knochenneubildung nach Entspannung oder (s. o.) nach Verletzung auch noch genetisch ganz unverstanden sein.

In der funktionell-typischen Ausgestaltung der Knochenspongiosa in atypischen Fällen liegt also nach unserer Auffassung ein Fall formativer Reizwirkung, eine Mechanomorphose vor, gar nichts anderes, und es erscheint somit überflüssig, hier einen neuen Begriff, den der „funktionellen Anpassung" überhaupt einzuführen. —

d) Inaktivitätsatrophie.

Wir werden später diesen Gedankengang wieder aufnehmen; er sei hier kurz unterbrochen, um auf den Begriff der Inaktivitätsatrophie kurz einzugehen und damit die Disskussion der Rouxschen Auffassungen definitiv zu erledigen.

Wenn Roux den Schwund der Zahnfortsätze der Kiefer nach Zahnverlust im Alter als Inaktivitätsatrophie ausgiebt, so scheint mir das nicht recht dazu zu passen, dass alle Knochenzerstöruug vorher auf die Thätigkeit der Osteoklasten gesetzt war; ihre Thätigkeit genügt hier ja zur Erklärung des Thatbestandes, denn dass kein neuer Knochen gebildet wird, und daher schliesslich überhaupt keiner da ist, beruht eben auf der Abwesenheit der funktionell-formativen Reize für die Osteoblasten. Wie beim infolge Nichtgebrauchs atrophierenden Muskel liegt hier, wegen der positiv zerstörenden Thätigkeit der Osteoklasten, die Sachlage jedenfalls nicht, und Entsprechendes gilt von dem Befunde Hürthles, dass nach Lähmung der Gesichtsmuskeln durch Nervendurchschneidung, abgesehen von der Muskeldegeneration, auch die Kopfknochen der operierten Seite stark reduziert werden.

Andererseits ist nicht zu bestreiten, dass, und zwar gerade bei Muskeln, „Inaktivitäts"atrophie vorkommt: die Rouxsche „Kampfes"hypothese brauchen wir aber auch für sie nicht: ist doch überhaupt gar nicht einzusehen, wie es im Organismus zu einem „Kampf" zwischen den Zellen kommen sollte, wo in den Reservestoffen vielmehr ein Überfluss an Nahrung

vorliegt, wo notorisch, selbst im „Hungerzustand", der Organismus ökonomisch-regulatorisch zu wirtschaften versteht, und wo die Thatsache, dass jedes Gewebe seine spezifischen Bedürfnisse aus dem in den Gewebssäften gegebenen, allgemeinen Ernährungsmaterial in jedem Falle regulatorisch decken kann, eine der sichersten Ermittelungen der allgemeinen Physiologie ist.

Inaktivitätsatrophie ist jedenfalls ein direkter, in sich einfacher, kein komplexer Vorgang; welcher Faktor ihn unmittelbar bewirkt, wissen wir nicht, wahrscheinlich wird es, wie bei der Hypertrophie, in jedem Falle ein anderer sein; man mag immerhin für die Muskeln, in Analogie mit den Erwägungen von Loeb und Vernon, auf den Gedanken kommen, dass zum Erhaltenbleiben einer gewissen Menge Muskelsubstanz immer die von den Aktivitätsstoffwechselprodukten ausgehende Reizung nötig sei; fehlt sie, so schwindet die kontraktile Substanz bis auf einen kleinen Rest; ganz schwindet sie bekanntlich nicht, und wie Hermann in seinem Lehrbuch angiebt, soll ein wesentlicher Unterschied zwischen der durch Inaktivität gesetzten Atrophie und der nach Nervendurchschneidung eintretenden absoluten Degeneration vorliegen.

Letzterer Umstand zeigt uns gleichzeitig, wie gering die Fälle wirklich beobachteter „Inaktivitäts"atrophie sind[1]), und lehrt uns, dass degenerative Erscheinungen, welche auf Nervendurchschneidung folgen, durchaus nicht ohne weiteres, wie Roux will, als Fälle derselben zu betrachten sind. Schon O. Hertwig (12) hat einmal darauf hingewiesen, dass Sinnesepithelien, die doch Reizen nach Nervendurchtrennung nach wie vor ausgesetzt bleiben, nichts destoweniger in solchem Falle degenerieren können (s. o. pag. 792). Solches und das oben Gesagte weist auf einen unbekannten formerhaltenden Einfluss der Centren hin und schränkt die Fälle beobachteter Inaktivitätsatrophie erheblich ein.

Bei Pflanzen scheinen zwar unzweifelhafte Inaktivitätsatrophien, analytisch-kausal leider zur Zeit nicht durchaus verständlich, vorzuliegen, wenn, nach Jost, nach erfolgter Entnahme der Blattspreite, Blattstiel und Blattspur schwinden, wenn Blätter trotz hinreichender Lichtzufuhr und Ernährung bei Ausschluss von CO_2 absterben (s. Pfeffer [1], pag. 307) oder wenn nach Busch „Blattrippen bei Verdunkelung nur dann rasch absterben, wenn ihre Funktion als Leitungsbahnen erloschen ist infolge des Todes desjenigen Blattstücks, welches sie zu versorgen haben", während sie sonst unbegrenzt selbst im Dunkeln am Leben bleiben.

Bei Tieren aber kann zur Zeit ausser für die Muskeln wohl nur noch bei der behaupteten Atrophie von centralen Nervenenden und von Centralteilen nach erfolgter Abtrennung vom peripheren Sinnesorgan von Inak-

tivitätsatrophie geredet werden, leider aber sind hier einerseits die Fakten selbst nicht mit wünschenswerter Sicherheit klargestellt, und wissen wir andererseits nur sehr unbestimmt, was denn die Eigenfunktion jener angeblich wegen Nichtfunktionierens degenerierenden Teile, der Nerven und Centralteile, eigentlich sei. So bleibt mit Sicherheit Inaktivitätsatrophie nur für Muskeln als Faktum bestehen, denn dass die sehr interessanten Befunde Ribberts (2), nach denen typische Drüsenzellen nach erfolgter Transplantation gleichsam „entdifferenziert" werden, mehrfache Deutungen zulassen, ist wohl auf Grund unserer Darlegungen klar. —

Dass der Begriff der Inaktivitätsatrophie nur ein Kollektivbegriff ohne analytische Bedeutung ist, der vieles kausal-analytisch Verschiedene unter sich befasst, bedarf nach allem Gesagten keiner Erörterung mehr.

e) Allgemeinergebnisse.

Doch beenden wir diesen Exkurs und fassen wir, nunmehr ohne Rücksichtnahme auf die Gesichtspunkte Roux's, kurz zusammen, was wir über „funktionelle Anpassung positiv wissen, und was aus dem, was wir wissen, folgt.

Bei Muskeln und Drüsen bewirkt gesteigerte funktionelle Inanspruchnahme, wahrscheinlich durch Vermittelung des sich daraus ergebenden gesteigerten Stoffwechsels, eine Hypertrophie und Hyperplasie. Gewisse Stoffwechselprodukte dürften sich hier als, freilich nur quantitätsbestimmende, formative Reize herausstellen; die Bezeichnung „funktionelle Anpassung" hat hier nur einen deskriptiv-teleologischen Sinn[1]).

Die Ausbildung der Knochensubstanz und ihrer typischen Struktur erfolgt embryonal ohne Beziehung zur harmonischen Funktion aus zur Zeit unbekannten Differenzierungsgesetzlichkeiten; postembryonal scheint Druck als die Kalksekretion der Osteoblasten auslösender formativer Reiz angesehen werden zu dürfen. Durch solche Reizwirkung kann, in Verbindung mit der allgemein-destruktiven Thätigkeit der Osteoklasten, in

[1]) Der von Barfurth (1) experimentell beobachtete Fall „funktioneller Anpassung" am Schwanz von Amphibienlarven kann hier nur erwähnt, nicht diskutiert werden, da die Analyse seiner Genese zur Zeit unmöglich ist; der Entdecker selbst lässt neben der „funktionellen Anpassung" hier noch die Schwerkraft und ein unbekanntes regulatorisches Agens thätig sein. Ich erwähne den Befund gerade hier, da es mir scheint, als möchte, neben anderem, vielleicht eine kombinierte Aktion von Inaktivitätsatrophie und Aktivitätshypertrophie in Frage kommen, also eine Aktion im Sinne der ursprünglichen Auffassungsweise Roux, freilich ohne den „Kampfbegriff".

Der Thatbestand ist dieser, dass Larven mit wegen schräger Wundfläche schräg regeneriertem Schwanz dieses Organ, falls sie schwimmen, nachträglich in die richtige Lage bringen, sonst nicht oder teilweise; man könnte hier vielleicht Atrophie nicht thätiger und Hypertrophie thätiger Muskelelemente annehmen und die Formänderung als Resultat beider auffassen.



atypischen Fällen (schiefe Heilung von Knochenbrüchen), eine Spongiosastruktur in eine andere umgemodelt werden.

Es liegt hier also eine als Mechanomorphose zu bezeichnende formative Reizwirkung vor und die Bezeichnung „funktionelle Anpassung" würde, wenn sie durchaus verwendet werden soll, eine ganz andere Bedeutung haben als im Fall des Muskels oder der Drüse, sie würde „Anpassung an die harmonische Funktion" bedeuten; als eine teleologische Deskription mag man das immerhin gelten lassen.

Der Effekt des Geschehens war bei Muskel und Drüse ein quantitativer; hier ist der Gesamteffekt ein struktureller. Der Gesamteffekt lässt sich aber auflösen in zwei Sondereffekte, nämlich in einen positiv destruktiven (Leistung der Osteoklasten) und einen anderen, und dieser andere würde ein qualitativer, also echt formativer sein, nämlich die Auslösung der Kalksalzsekretion.

Um letzteren Punkt und somit die Richtigkeit der Auffassung unseres Problems als einer Mechanomorphose ins rechte Licht zu setzen, müssen hier nun noch einige andere Fakten zur Sprache gebracht werden.

Zunächst sei ein von O. Hertwig (12) erwähnter schon aus dem Jahre 1864 datierender Befund Sedillots namhaft gemacht: nach teilweiser Entnahme der Tibia an den Unterschenkelknochen des Hundes erreichte die Fibula die Grösse und Stärke jener oder übertraf sie sogar. Man muss bekennen, dass dieser deutliche Fall einer offenbaren Mechanomorphose, d. h. einer direkten formativen Wirkung mechanischer Umstände als Reize, eigentlich jenes oben diskutierte, komplizierte Schema „funktioneller Anpassung" von allem Anfang an überflüssig gemacht haben sollte.

Unter dem Namen „Reit- und Exerzierknochen" sind Fälle bekannt, in denen Druckwirkungen im Bindegewebe direkt Knochenbildung hervorrief.

Nach Frakturen kann das Periost auch von bindegewebig, nicht knorpelig, vorgebildetem Knochen Knorpel bilden, wenn eine Inanspruchnahme der betreffenden Teile nicht nur auf Druck, sondern auch auf Abscheerung vorliegt (Keller), und dieser Faktor, die seitliche Verschiebung von Teilen, soll nach Rathke auch in durch mechanische Mittel verursachten Muskelgeschwülsten imstande sein, Knorpelbildung im Bindegewebe hervorzurufen, nachdem einmal abnorme Proliferationsbedingungen gesetzt sind.

Roux[1]) will ganz allgemein die Knorpelbildung zur Inanspruchnahme auf „Abscheerung" in genetische Beziehung setzen, wobei natürlich still-

[1]) Es ist mir nicht verständlich, wie Roux diese Vermehrung als Ausfluss seines allgemeinen auf den „Kampf"-Begriff basierten Schemas der „funktionellen Anpassung" an-

schweigende Voraussetzung ist, dass überhaupt eine anormale Gewebsproduktion vorliege, denn alle geschilderten Fälle waren abnorm, „pathologisch", wenn man will „regulativ", und davon, dass normalerweise Knorpelbildung durch Abscheerung ausgelöst wurde, weiss man nichts.

In diesen Fällen nun, die sich zweifelsohne aus der mir weder zugänglichen noch bekannten medizinischen Litteratur erheblich vermehren liessen, erscheinen mechanische Faktoren ohne weiteres als direkte formative Reize, welche Knochen- oder Knorpelbildung auslösen; „Anpassungen" an die „Funktion" des Widerstandleistens sind die Reizaffekte hier ja zweifellos, und so mögen sie immerhin, wenn man das liebt, deskriptiv-teleologisch als „funktionelle Anpassungen" bezeichnet werden; aber analytisch sind sie als Mechanomorphosen gekennzeichnet.

Ein sehr typisches Beispiel solcher Mechanomorphosen lehrt uns endlich noch der von Pfeffer mitgeteilte Befund Heglers, dass künstlich stark gedehnte Pflanzenstengel nicht nur die Wände der vorhandenen mechanischen Gewebe verstärken, sondern auch benachbarte, ursprünglich nicht mechanisch wirksame Zellen in solche umwandeln, und zwar bisweilen in Zellarten, welche normalerweise der betreffenden Spezies gar nicht zukommen; es harmoniert mit diesem Befund, dass Blütenstengel sich nur nach erfolgter Befruchtung und Fruchtbildung verstärken.

In allen diesen Fällen liegen ganz deutliche formative Reizaffekte vor, mögen sie nun auch zum Teil nicht der eigentlichen normalen Ontogenese zugehören, sondern als „sekundäre Regulationen", als Ausgleiche von aussen gesetzter Störungen zu bezeichnen sein[1]. So sind wir denn auch wohl voll berechtigt, die Ausbildung von Knochenarchitekturen, wo sie wirklich postembryonal geschieht, als Mechanomorphose aufzufassen und als nichts anderes.

Dass „funktionelle Anpassungen" in einigen Fällen von Stoffwechselprodukten ausgehende formative Reizungen, in anderen Fällen Mechanomorphosen sein können, ist nach unserer eingehenden Diskussion der Sachlage für Muskeln, Drüsen und mechanische Gewebe nun wohl endgültig klargestellt. —

Um zu zeigen, dass jener Kollektivbegriff noch weit mehr analytisch gesonderte und einer rationellen Erforschung werte Fälle unter sich be-

---

sehen kann. Hier liegt doch ganz notorisch, wenn die Vermutung überhaupt richtig ist, ein direkter Reizeffekt vor.

1) Das Wort „pathologisch" sollte man doch nach Möglichkeit vermeiden. Wirklich „pathologisch" im wahren Wortsinne sind wohl nur nekrotische Vorgänge und Verwandtes, sowie manche Geschwülste, wenn nicht selbst letztere oft das kleinere von zwei Übeln darstellen. Wer aber alles Abnorme „pathologisch" nennen will, muss auch Regenerationen so nennen und das wäre doch offenbar sinnlos.



greife, als nur jene beiden, mögen nun schliesslich noch einige andere Befunde „funktioneller Anpassung“ kurz erwähnt werden:

Nach Schreiber bildet Proteus seine Kiemen in tiefem Wasser bis zum dreifachen der normalen Grösse aus, während sich in sehr flachem Wasser die Kiemen reduzieren und die Lungen verstärken (citiert nach O. Hertwig [12] pag. 164). Wenn wir beide Organe als „Gasdrüsen“ auffassen wollen, wäre der Fall unter eine oben erörterte Kategorie subsumiert.

Nach Aderlässen oder nach Auflösung der roten Blutkörper durch Gifte findet im Gefässnetz des Knochenmarkes, zum Teil auch in der Milz, eine starke Steigerung der Blutkörperersatzbildung statt (Litteratur bei O. Hertwig [12] pag. 177). Hier möchten direkte formative Reize, von der veränderten Blutzusammensetzung ausgehend, zur Auslösung der regulatorischen „funktionellen Anpassung“ führen.

Unterbindung grösserer Gefässe führt zur Umprägung und Verstärkung von Kollateralen; es liegt wohl eine durch den Blutstrom ausgelöste Mechanomorphose vor.

Der Holzkörper von Pflanzen wird bei gesteigerter Transpiration kräftiger (z. B. Wasserpflanzen und deren Landformen). Besonders deutlich zeigen solches und wohl daneben noch andere formative Effekte Untersuchungen von de Vries (2): Zufälliges Auftreten eines Laubzweiges in der Inflorescenz von Pelargonien liess ihren Stiel langlebig und holzig werden, Vorhandensein von Gallen erhöhte die Stärke des betreffenden zuführenden Leitungsgewebes, auf Blätter gepfropfte Zweige erhöhten deren Lebensdauer und stärkten ihre Gewebsbildung.

Was für ein Kausalnexus in diesen Fällen vorliegt, das wissen wir leider nicht genau zur Zeit, aber das wissen wir, dass in jedem Falle eine bestimmte, wohl angebbare Beziehung zwischen spezifischem Reiz und spezifischer Antwort existiert. Zu wissen, dass wir es hier mit „funktionellen Anpassungen“ zu thun haben, nützt uns recht wenig: wir brauchen Experimentaluntersuchungen, die wo möglich durch künstliche Schaffung im normalen Getriebe vermuteter Elementarreize gleiche formative Effekte erzielen.

Man sieht also, es bleibt von der „funktionellen Anpassung“ nicht viel übrig, wenigstens soweit etwas analytisch für sich Bestehendes mit diesem Worte gekennzeichnet werden soll. Will man aber nur eine teleologische Kollektivbeschreibung damit geben, so nützt uns das wenig und lehrt uns gar nichts Neues, denn dass alle Lebensreaktionen in irgend welcher Form den Charakter der „Anpassung“ haben, wissen wir auch, ohne dass es besonders gesagt wird in einem bestimmten Fall. Auch an „Funktionen“, wenigstens an „Funktionsermöglichung“ findet in sehr vielen

Fällen vitalen Geschehens „Anpassung“ statt und es genügt offenbar, wenn zur Illustration des Gesagten der negative Geotropismus und positive Heliotropismus der Stengel, sowie der positive Geotropismus der Wurzeln bei Pflanzen hier namhaft gemacht werden.

Weiteres über die „Teleologie“ alles Lebendigen wird am Schluss gesagt werden; auch auf Pflüger (1) sei der Leser verwiesen.

So haben wir also den Begriff der funktionellen Anpassung analysiert und seiner Sonderheit entkleidet. Damit aber ist dieses Kapitel die unmittelbare Fortsetzung des vorigen, von den formativen Reizen handelnden geworden. Wenn es über Gebühr lang geworden ist, so war das durch die Zeitumstände geboten und ist zugleich durch sie entschuldigt.

Denn der Begriff der „funktionellen Anpassung“ ist wie alle nicht für Geschehenselemente, sondern für Geschehenskategorien geschaffenen Kunstbegriffe ein gefährlicher Begriff: gar zu leicht gilt in solchen Fällen ein Wort für Einsicht, gar zu leicht wird durch ein Wort hier wirkliche Einsicht gehemmt; wo aber dieser eine Übelstand einmal herrscht, da reissen auch andere, wie z. B. eine allgemeine Kritiklosigkeit in der Hinnahme angeblicher Thatsachen und Verwandtes leicht ein.

Alles das haben wir im Gefolge der neuerdings so häufigen Anwendung des Begriffs der „funktionellen Anpassung“ erlebt und erleben es noch:

Man hält sie für „erklärt“, wohl gar für „mechanisch erklärt“, wobei die Begriffe „für Mechanik vorhanden“ und „durch Mechanik entstanden“ oft in gröblicher Weise verwechselt werden.

Man empfindet oft gar nicht das Bedürfnis wirklichen Studiums von Geschehnissen, sondern begnügt sich, aus der Beobachtung von Resultaten ohne weiteres sich das Geschehen zu konstruieren, wobei durch Heranziehen zur Zeit gänzlich ungekannter Faktoren, wie einer Vererbung erworbener Eigenschaften, die Sachlage wohl noch verschlimmert wird. Solches alles haben wir gerade hinsichtlich der Knochen- und Gelenkausbildung, aber auch sonst[1]) erlebt. Es kann gar nicht oft genug betont werden, wie wenig wir über alle diese Dinge wirklich wissen, wobei freilich nicht geleugnet werden soll, dass wir Einiges durch J. Wolff und Roux wirklich wissen, und dass dieses hinsichtlich der Genese atypischer funktioneller Strukturen an Knochen in Beziehung zu ihrer Inanspruchnahme wirklich Gewusste nicht etwa, wie Solger will, dadurch aufgehoben oder an Wert verkleinert wird, dass in manchen Fällen typischer Knochenbildung funktionelle Strukturen, d. h. also Strukturen im

1) Man vergleiche Eimers Meinungen über die Entstehung der Querstreifung von Muskelfasern. Überhaupt ist alles, was sich „Lamarckismus“ nennt, nicht viel besser als der „Darwinismus“.



Dienste des harmonischen Funktionierens, nicht vorliegen; so zu schliessen würde dasselbe bedeuten wie etwa der Ausspruch, dass Antennularia deshalb nicht von der Gravitation beeinflusst werden könne, weil Tubularia es notorisch nicht wird.

Wie vorsichtig wir auf diesem ganzen Gebiete sogar in der Hinnahme der angeblich thatsächlichen Befunde selbst sein müssen, lehrte uns kürzlich Brandes, welcher konstatieren konnte, dass ein angeblicher Einfluss der Nahrung auf die Ausbildung des Vogelmagens nicht nur in den experimentell neu geprüften Fällen nicht existierte, sondern dass die Behauptung seines Vorkommens sich in die neuere Litteratur geradezu eingeschlichen hat, indem niemand die angeblichen Originalquellen verglichen hatte, so dass allmählich aus der Mücke ein Elefant geworden war.

So sei uns also das Wort „funktionelle Anpassung" nie mehr als ein teleologischer Kollektivbegriff. Unterlassen wir in keinem Falle, ihn in seine elementaren Faktoren zu zerlegen; sie sind das analytisch wertvolle.

6. Vom Wert und Unwert der ontogenetischen Differenzierungsursachen. Das Lokalisationsproblem.

Blicken wir zurück auf die letzten vier Abschnitte, so erkennen wir unschwer, dass wir mit unseren „Ursachen" der Ontogenese immer nur verstanden haben, warum ein ontogenetischer Effekt eben dort geschieht, wo er auftritt, aber nie mehr. Wir wollen später davon handeln, was wir überhaupt sonst noch an ihm verstehen können und was nicht, zunächst wollen wir analysieren, was es heisst, dass wir aus Ursachen der Differenzierung meist nicht mehr als ihre Lokalisation verstanden haben.

Bezüglich des ursächlichen Wertes im Ei vorhandener „Stoffe" für die Differenzierung ist es klar, dass aus ihnen etwas mehr als bloss die Lokalisation des Effektes verstanden werden könnte, wenigstens prinzipiell, wenn schon nicht zur Zeit von uns. Es ist wenigstens nicht ausgeschlossen, dass solche Stoffe chemisch an den Effekten beteiligt sein möchten, und dann wären sie ja zum Teil für deren Spezifität mit verantwortlich.

Richtungsreize „richten", wie treffend im Namen ausgedrückt ist; ihr Wert für die Ontogenese ist nur ein Lokalisationswert.

Die formativen Reize, welche wir als ontogenetisch bedeutsam erkannten, leisten auch, ausser in Hinsicht der Lokalisation, zum Verständnis der Effekte gar nichts; dort, wo sie wirken, geschieht etwas, was dieses ist, das war in den „Bedingungen des Systems" gegeben, und gleiches gilt von der „funktionellen Anpassung", die sich ja ohne Zwang den formativen Reizwirkungen zuordnen liess. Freilich giebt es auch „formative

Reize", welche nicht nur lokalisieren; wenn wir die Klassifikation jener Reize, welche Herbst (5) vorgenommen hat, bei uns durchdenken, finden wir z. B. in denjenigen, welche Gallenbildungen erzeugen, nicht nur lokalisierende; aber das sind dann keine für die ontogenetische Differenzierung in Betracht kommende Reize. —

Wir müssen auf die Beziehung der formativen Reize zur Frage nach der Lokalisation ontogenetischen Geschehens etwas näher eingehen und zurückgreifen auf unsere Erörterungen über den allgemeinen Begriff der Ursächlichkeit.

Wir nannten „Ursache" allemal diejenige Veränderung, auf deren Eintritt hin eine andere Veränderung, die „Wirkung", wirklich erfolge; die „Bedingungen des Systems" mussten also, um in diesem Sinne von „Ursache" reden zu können, erfüllt sein.

Haben wir dieses logisch unanfechtbare Schema wohl praktisch immer ganz strikte befolgt? Ich denke, nicht; oder vielmehr, wir haben es wohl befolgt, aber in einer einschränkenden Fassung, welche wir ihm unbewusst gaben, um es für unseren Zweck recht fruchtbar zu gestalten. Wir haben uns nämlich bei Schilderung der Sachlage immer ideale Fälle konstruiert, in denen alle „Bedingungen des Systems" erfüllt waren bis auf eine, diese eine aber war stets ein lokalisierender Faktor, und ihn haben wir eben, in Übereinstimmung mit unserem Schema, immer „Ursache" genannt; anders gesagt: wir haben uns alles so zurechtgelegt, dass als „Ursache" in unserem Sinne ein lokalisierender Faktor erscheinen musste.

Solches geschah denn doch wohl deshalb, weil uns das Verständnis der Lokalisation ontogenetischen Geschehens etwas ganz besonders Wesentliches dünkte.

Wodurch konnten wir aber die Sachlage immer so gestalten, dass lokalisierende Faktoren als Ursache erschienen, und inwieweit ist uns das geglückt?

Die Frage, wodurch wir es konnten, ist leicht gelöst: es ist eine Wortfrage. Wir nannten unsere „Ursachen" oder „formativen Reize" nur solche Faktoren, welche lokalisierten. So haben wir z. B., wenn nach Loeb Eudendrium nur im Licht Polypen bildet, das Licht nicht einen formativen Reiz, sondern ein (energetisches) Mittel der Ontogenese genannt, weil es hier nicht ortsbestimmend ist, sondern nur Differenzierungsgeschehen an bereits im „System" festgesetzten Orten ermöglicht.

Ein mit unseren strengen vorangestellten Definitionen ganz übereinstimmendes Verfahren war das vielleicht nicht, aber es war darum doch sachlich richtig, legte uns freilich die jetzt eingelöste Verpflichtung

auf, jene ganz allgemeinen Definitionen noch etwas für unsere Spezialzwecke nachträglich umzumodeln.

Wie weit ist es uns nun geglückt, immer lokalisierende Faktoren als „formative Reize“ erscheinen zu lassen? Es ist uns wohl nicht ganz vollständig geglückt, oder anders und korrekter gesagt: unsere „formativen Reize“ waren zwar immer lokalisierende Faktoren, aber sie waren es nicht allein, andere lokalisierende Faktoren konnten wir nicht umhin, unter den „Bedingungen des Systems“ sein zu lassen, und es soll jetzt zunächst kurz erörtert werden, in welchen Fällen und in welcher Hinsicht das der Fall gewesen sei; es sollen also unsere formativen Reize auf ihren Lokalisationwerth untersucht werden.

Schwerkraft und Licht lokalisieren in den Polypenversuchen nur im allgemeinen, aber nicht ganz im speziellen den Ort, wo Neubildungen entstehen, mit der Einzelausgestaltung derselben haben sie überhaupt nichts zu schaffen; gleiches gilt von Thigmomorphosen.

Die Kalkdreistrahler der Echinidenlarven lokalisieren in den Herbstschen Versuchen die Armbildung absolut.

Bei Bildung von Reit- und Exerzierknochen ist die lokalisierende Wirkung des Druckes wieder nur relativ, obwohl sehr weitgehend: sie bestimmen wohl den Ort, aber sie bestimmen ihn innerhalb eines bestimmten Gewebes. Nur das Bindegewebe reagiert, nicht jedes Gewebe, das vom Reiz lokal getroffen war; innerhalb des Bindegewebes ist letzterer absolut lokalisationsbestimmend.

Bei den Heglerschen Versuchen über die Wirkung des Zuges auf mechanische Pflanzengewebe wird die lokalisierende Wirkung der Reize beinahe illusorisch, ebenso bei Vergrösserungen von Muskeln und Drüsen durch „funktionelle Anpassung“. Freilich geschieht ja auch in diesen Fällen etwas „dort“, „wo“ der Reiz wirkt, aber er wirkt in jenen botanischen Beispielen auf die ganze Pflanze und nun wird diese, „das System“, insofern selbst weit spezifischer lokalisationsbestimmend, als sie nur mit einem Gewebe, mit diesem freilich wieder in toto reagiert. Bei den beiden anderen Beispielen gilt natürlich Entsprechendes; es würde spitzfindig sein, hier weiter ins Detail zu gehen.

Bei der Ausgestaltung habituell-typischer, lokal-atypischer Knochenspongiosa ist schon in dem Worte „lokal“ der relativ-lokalisierende Wert des formativen Reizes ausgedrückt, mag er nun direkt als Mechanomorphose oder als funktionell-stärkender Reiz im Sinne Roux's gefasst sein; nur relativ bestimmt aber auch hier der Reiz den Ort, weil eben nur eines unter den vielen Geweben, auf die er wirkt, auf ihn reagiert.

Ein gewisser Lokalisationswerth kommt also formativen Reizen immer

zu, und andererseits können wir für die grosse Mehrzahl der Fälle nicht irgend einen anderen Wert angeben, der ihnen zukäme, ist jedenfalls alles, was sich über irgend einen anderen Wert, also etwa irgend eine Beteiligung an der Spezifität des Effektes sagen lasse, so problematisch, dass wir es lieber überhaupt nicht in Erwägung ziehen wollen.

Es ist ohne weiteres klar, dass wir mit unseren differenzierenden Ursachen, unseren richtenden und formativen Reizen, die wir soeben auf ihren Lokalisationswert hin geprüft haben, nur einen ganz geringen Bruchteil dessen, was in der Ontogenese einer Erklärung in Hinsicht seiner Lokalisation harrt, dem Verständnis näher gebracht haben: wir sagten bereits, dass bei Pflanzen und Cölenteraten mit dem Ermittelten fast nur für grobe Orientirungsverhältnisse sehr zusammengesetzter Organe eine Erklärung geleistet sei, und was für die Ausgestaltung anderer Metazoen hinsichtlich ihrer Örtlichkeitsbestimmung gewonnen ist, war doch, offen gesagt, selbst bei Einschluss der Fälle „funktioneller Anpassung" so gut wie gar nichts.

Da wird man die Frage aufwerfen können, zu welchem Zwecke wir hier denn die Lokalisation ontogenetischen Geschehens zur Diskussion gestellt hätten, wenn wir nichts Positives über sie zu sagen vermöchten, und diese Frage wäre gewiss berechtigt, wenn wir wirklich nicht mehr über sie sagen könnten, als geschehen ist.

Wir können aber noch mehr über sie aussagen; zwar ist das zunächst nur ein Negatives, aber ein Negatives von grosser Wichtigkeit, und am Ende wird sich auch aus dem Negativen eine positive Aussage, aber ganz anderer Art, als wir sie gewohnt sind, gewinnen lassen.

VII. Von dem Versuch einer „vitalistischen" Lösung des Lokalisationsproblems.

1. Begriff des „harmonisch-äquipotentiellen Systems".

Der Inhalt des Folgenden ist eine gedrängte Zusammenstellung dessen, was anderen Orts vor kurzem von mir (34) mit voller Begründung dargestellt ist. Man wird begreifen, dass ich angesichts der Bedeutung, welche ich diesen Gesichtspunkten hinsichtlich des „Verständnisses" der Ontogenese nun einmal beilege, — (thäte ich das nicht, so hätte ich sie ja überhaupt nicht zu publizieren brauchen) — ihre Darstellung hier nicht umgehen kann. Um voll zu erkennen, was ich mit ihnen und überhaupt mit der ihnen zu Grunde liegenden Begriffsbildung bezwecke, wird man zwar die ausführliche Darstellung lesen müssen.

Wir haben oben erkannt, dass „celluläre morphogene Elementarorgane“ in sehr vielen Fällen „äquipotentielle Systeme“, d. h. Systeme, deren Elemente gleiche „prospektive Potenz“ besitzen, sind: der abgefurchte Echinidenkeim, der Urdarm der Echinodermengastrula, der Stamm der Tubularia wurden, neben anderen, als solche nachgewiesen.

Zuvörderst ist zu erörtern, dass die Bezeichnung „äquipotentiell“ hier noch nicht genug besagt; äquipotentiell ist nämlich auch ein Weidenstamm, welcher von jedem seiner Querschnittselemente aus Spross- oder Wurzelbildung ausgehen lassen kann (Vöchting), äquipotentiell ist auch der Stamm einer Antennularia (Loeb [2]). Diese Gebilde sind insofern „äquipotentiell“, als sie aus jedem „Element“, als das hier beliebige Querschnittsdifferentiale angesehen sein mögen, gewisse Totalitäten gleichermassen erzeugen können [1]), und zwar ist die Zahl der Möglichkeiten hinsichtlich der Totalitätsarten eng beschränkt, weist wohl gleich zwei (Spross-Wurzel); solche Systeme sollen determiniert-äquipotentielle Systeme heissen.

Ein mit echtem Regenerationsvermögen versehener Körperteil andererseits ist überhaupt nicht „äquipotentiell“, denn von jedem Querschnittsdifferential desselben vermag zwar eine Bildung auszugehen, aber von jedem eine andere; sofern nun aber die hier möglichen Bildungen das Kennzeichen haben, dass jede derselben allemal den Ersatz des Fehlenden, also die Wiederherstellung des Totalen ermöglicht, kann dem System, von welchem aus sie geschehen, das Prädikat „harmonisch“ zuerteilt werden, uud so mögen denn der echten Regeneration fähige Systeme als „harmonisch-inäquipotentielle Systeme“ bezeichnet werden.

Die von uns ursprünglich als „äquipotentiell“ ohne weiteren Zusatz bezeichneten Bildungen sind nun hinsichtlich der Verteilung der Potenzen an ihnen weder das, was der Weidenstamm, noch das, was ein regenerationsfähiger Organismus ist.

Sie sind gekennzeichnet dadurch, dass jedes Element, jede Zelle, an ihnen Jedes leisten kann. Die Gesamtheit dessen aber, was hier überhaupt geleistet werden kann, ist nicht in engem Rahmen beschränkt, dieses „Jedes“, was geleistet werden kann, besteht also nicht in nur zwei oder wenigen Möglichkeiten, sondern in so vielen, dass zu seiner Kennzeichnung das Wort „unbeschränkt“ nahezu am Platze ist.

So kann sich jeder Teil des primären Ektoderms der Echinodermengastrula an Ausgestaltung jedes beliebigen Teils der Haut der späteren

[1]) In gewissem Sinne (cf. pag. 775) gilt das auch bezüglich der (sekundären) Regenerationspotenzen bei Formen, deren Organisation auf weite Strecken hin identisch ist und die nicht ganz exakt regenerieren, wie der Regenwurm (Morgan [8, 14]), Obelia (Davenport [1]).



Larve beteiligen, also an der Mundbildung, oder der Wimperringbildung etc. etc., jeder Teil des Urdarms an Bildung jedes beliebigen Teils des definitiven Darms; jedes Querschnittsdifferential eines Tubulariastammes aber vermag jedes beliebige Querschnittsdifferential eines fertigen Hydranthen zu liefern.

Also gewiss sind die hier betrachteten Systeme „äquipotentiell“, aber sie sind noch mehr. Die Gesamtheit der möglichen Leistungen steht nämlich in ganz eigenartig gekennzeichneten Beziehungen unter sich: jede einzelne Leistung geschieht hier überhaupt nur einmal oder (z. B. bei meristischen [Bateson] oder paaigen Bildungen) eine bestimmte Zahl von Malen, und jede einzelne steht zu allen anderen in einem ganz bestimmten relativen Lageverhältnis, woraus eben die typische Proportionalität der fertigen Form resultiert: ein beliebiger Baum ist dagegen durchaus nicht in allen seinen Merkmalen, und gerade in den hinsichtlich ihrer Beeinflussbarkeit experimentell studierten sogar gar nicht, in diesem Sinne typisch proportioniert.

So mögen denn die von uns jetzt studierten Systeme wegen des Verhältnisses der an ihnen möglichen Leistungen zu einander durch den Zusatz „harmonisch“ gekennzeichnet werden und harmonisch-äquipotentielle Systeme heissen; als Nebenbezeichnung, die sie aber nicht so treffend charakterisiert, mögen sie auch den Namen indeterminiert-äquipotentielle Systeme erhalten.

2. Negative Aussagen über die Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme.

Die Lokalisation des Differenzierungssystems, zu deren Studium an den verschiedenen, soeben charakterisierten und benannten Systeme wir uns jetzt wenden, zeigt nun grosse Verschiedenheiten hinsichtlich ihrer „Verständlichkeit“.

An determiniert-äquipotentiellen Systemen ist die Lokalisation dessen, was auf Grund ihrer so bezeichneten Charakteristik geschieht, durchaus mit Hülfe äusserer formativer Reize verständlich: wenn Licht oder Schwerkraft hier Organbildung auslösen, ist das ohne weiteres klar, und wenn etwa ein beliebiges Stammstück einer Weide Sprosse oder Wurzeln bildet, so wird das lokal durch die Wundflächen bestimmt, wobei eine „Polarität“ der Organisation des Ganzen, bisweilen in Kombination mit äusseren Faktoren (Schwerkraft), ihren Einfluss geltend macht. Jedenfalls erscheint die Lokalisation der hervorgerufenen Bildungen hier nicht als problematisch in einem tieferen Sinne dieses Wortes.

Ganz ebenso liegen die Verhältnisse hinsichtlich der Ortsbestimmung des Geschehens bei Regenerationen, welche harmonisch-inäquipotentielle Systeme zur Basis haben. Durch die Wundfläche ist hier, gleichgültig wie im einzelnen, die Ursache für den Ort des Geschehens gegeben.

Für harmonisch-äquipotentielle Systeme aber wird die Lokalisation des Differenzierungsgeschehens an ihnen zu einem Problem sui generis, d. h. zu einem mit den uns bekannten wissenschaftlichen Mitteln nicht auflösbaren Problem.

Um das einzusehen, rufen wir uns zunächst die Thatsache zurück, dass äussere Agentien, wie Licht, Schwerkraft, Salinität etc. auf die Örtlichkeit des intimen Differenzierungsgeschehen derjenigen Bildungen, die wir als Beispiele harmonisch-äquipotentieller Systeme namhaft machten, notorisch keinen Einfluss besitzen.

Es bleibt zu erwägen, ob innere Faktoren der bekannten Arten hier in Betracht kommen können: für den sich auch nach beliebiger Materialentnahme in typischer Proportionalität gliedernden Echinodermenurdarm könnte man hier vielleicht auf den Gedanken kommen, dass seine Gliederung durch kapillare Kräfte besorgt werde, welche ja auch einen Flüssigkeitscylinder bei einem gegebenen Verhältnis von Länge zu Umfang gliedern; abgesehen von allen anderen Bedenken wird deren Annahme aber schon hinfällig dadurch, dass, nach Materialentnahme, also nach Verkürzung der Länge bei Bewahren des Querschnitts, eben die typische Proportionalität gewahrt bleibt; solches dürfte im Fall der Richtigkeit besagter Annahme durchaus nicht geschehen.

Da weiter hier, wie in den anderen Fällen, typisch lokalisierende Reize, wie Berührungen u. s. w. ausgeschlossen sind, bleibt nun nur noch die Möglichkeit übrig, dass von allem Anfang an im Ei eine typisch-lokalisierte Organisation gegeben sei, welche zur späteren Differenzierungsorganisation in Beziehung stünde. Gewiss ist ja z. B. das Wandern der Mesenchymzellen des Echinuskeimes zur Bildung einer typischen Figur „lokal" durchaus verständlich, wenn solche Figur, mit Attraktionsvermögen begabt, im Ektoderm angenommen wird, und sie muss hier wohl angenommen werden. Aber woher stammt sie in ihrer typischen bilateral ausgeprägten Art? Wie kommt der Mund, wie kommt die Wimperschnur der Echinodermenlarven an ihren typisch-proportionalen Ort, nicht nur im „absolut-normalen" Falle, sondern auch nach beliebiger Entnahme von Keimmaterial?

Eine typisch-lokalisierte Eiorganisation dürfen wir ja gerade nicht für alle diese Fälle annehmen; eben weil sie nicht vorhanden ist, konnten wir ja überhaupt unsere Systeme als „äquipotentiell" kennzeichnen, eben weil sie nicht vorhanden ist, stört Materialentnahme ja nicht den

„gesetzlich — normalen" Differenzierungsablauf: eben wegen dieses Faktums kann sie nicht da sein.

Aber andere typisch-lokalisierende Ursachen sind auch nicht da, und so stehen wir denn mit unseren Mitteln zum Verständnis ontogenetischen Geschehens vor der Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme völlig verständnislos.

Was allein wir ihnen als primäre Lokalisation zuschreiben konnten, als primäre lokalisierte „Verschiedenheit", die zu späteren Verschiedenheiten in Beziehung stehen könnte, das ist ein allgemeines durchgängiges polar-bilaterales Gerichtetsein ihrer Teilchen, soweit Keime in Betracht kommen (pag. 733), und das ist für den Tubulariasstamm seine Längsausdehnung mit der Wundfläche an einem Ende. Aber es ist gar nichts weiter; und solche primäre Orientierung, die nur in allgemeinen, wenn auch durchgängigen und nach Störungen regulierbaren Richtungsverhältnissen besteht, genügt zum Verständnis der ganz typisch-spezifischen Lokalisation der Folgevorgänge in keiner Weise.

Das einzige, was sie uns leistet, ist, dass sie uns gewisse feste, als „different" ausgezeichnete Orte an unserem Systeme anzeigt: an dem Tubulariasstamm „die Längsachse", die „Wundfläche", an den Keimen „den animalen und vegetativen Pol" hinsichtlich des „vorn" und hinten" sowie des „oben" und „unten", und eventuell noch „Äquatororte" hinsichtlich beider Arten von Polen, d. h. Orte gleicher Abstände von beiden.

Aber weiter haben wir von „Differentem" an unseren Systemen nichts; mit ihm und mit allen anderen „Verständnismitteln", die wir besitzen, verstehen wir also die Differenzierung unserer harmonisch-äquipotentiellen Systeme nicht; das ist das negative Ergebnis dieses Abschnittes.

3. Positive Aussagen über die Differenzierung harmonisch-äquipotenzieller Systeme.

Gehen wir jetzt zu seinem positiven Teil über: schaffen wir uns Mittel, um die Differenzierung jener Systeme verstehen zu können.

Um uns aber diese Mittel zu schaffen, können wir keinen anderen Weg wählen, als vor allem anderen einmal streng zu formulieren, was denn in der Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme eigentlich für ein Geschehen vorliegt.

Wir handeln in diesem Hauptteil allgemein von den Ursachen der ontogenetischen Ausgestaltung; fragen wir uns daher einmal ganz unbefangen, was wir ursächlich über das Lokalisationsgeschehen an unseren harmonisch-äquipotentiellen Lebenssystemen aussagen können.

Wir wollen kennzeichnen, was an ihnen in einem beliebigen Experimentalfall, also nachdem ihnen beliebig viel von ihrem Material genommen ist, geschieht: da sehen wir denn, dass dasjenige, was allemal geschieht, in seiner absoluten Spezifität in jedem Falle der spezifischen Ursache, welche den Experimentalfall setzte, typisch korrespondiert, d. h. sei die „Ursache", die operative Materialentnahme, quantitativ bestimmt, wie immer sie wolle, jedesmal entspricht ihr eine spezifische Lokalisation des Differenzierungsgeschehens.

Hiermit ist aber gesagt, dass der hier vorliegende Fall ursächlicher Verknüpfung zu keinem der drei von uns einleitend erörterten Fälle ursächlichen Geschehens gehört: es liegt weder homogenes, noch heterogenes, noch Auslösungsgeschehen (pag. 779) vor; es liegt Anpassungsgeschehen und zwar indeterminiertes Anpassungsgeschehen oder Antwortsgeschehen vor.

Jeder Ursache, welche allemal quantitativ charakterisiert ist, entspricht ein typischer, lokal charakterisierter Effekt, allemal im Dienste der Erreichung eines typischen Zieles.

Doch noch auf eine weniger summarische Art lässt sich das in unseren Fällen vorliegende Differenzierungsgeschehen als Antwortsgeschehen kennzeichnen.

Erwägen wir, was jedes einzelne Element der betrachteten Systeme in jedem beliebigen Experimentalfall, also in jedem beliebigen, zwar nicht „absolut-normalen", aber doch „gesetzlich-normalen" Falle leistet. Wir wissen: „jedes" kann hier „Jedes"; „jedes" leistet also in jedem anderen Falle etwas „Anderes". Denken wir uns nun das, was ein einzelnes Element in einem gegebenen Fall leistet, als „Wirkung" eines Reizes, ob zwar wir die Natur dieses Reizes zur Zeit noch nicht kennen, so ist von dem Reagieren des betrachteten Elementes auf diesen Reiz jedenfalls auszusagen, dass es eben im Sinne eines Antwortsgeschehens erfolge, und zwar deshalb, weil es ja, wie im Namen „äquipotentiell" ausgedrückt ist, auf nahezu unbeschränkt viele Reize zu reagieren imstande ist.

Der Charakter des „Harmonischen" wird bei dieser Art der Betrachtung weniger in die Beschaffenheit des Systems, als in die der Reizabfolge verlegt: eben diese Abfolge verläuft so, das etwas Harmonisches, Typisches als Ziel von allem resultiert; das „System" selbst muss in seinen Elementen nur stets den in harmonischer Abfolge vor sich gehenden Reizungen antworten können, gleichgültig, welches Element von welchem Reize getroffen wird: und eben das kann es.

So haben wir also unser Differenzierungsgeschehen, bei vorläufig völlig unbestimmt gelassener Natur der differenzierenden Reize, als Antwortsgeschehen nachgewiesen. Damit ist dieses Geschehen in

allgemein-kausaler Weise als den allgemeinen aus dem Anorganischen bekannten kausalen Verknüpfungsformen nicht subordiniert, sondern koordiniert nachgewiesen. —

In allgemein-kausaler Form sind wir hier vorgegangen; verlassen wir nun den Boden des Kausalschemas, des Schemas: „Ursache" — „Wirkung", für eine kurze Weile ganz und reden wir nur davon, von was für „Faktoren" die Spezifität des Geschehens „abhängt", wobei es ausser Betracht bleibt, ob die Faktoren „Ursache" oder „Systembedingungen" seien; ihre Totalität ist jedenfalls dasjenige, was zum Eintritt des Effektes erfüllt sein muss, in ganz allgemeinem Sinne ist eben diese Totalität „die Ursache".

Diese nur von „Abhängigkeit" redende Form der Darstellung kann die „funktionale" oder auch „phänomenalistische" genannt werden; sie verwendet den Begriff der Funktion im mathematischen Sinne [$y = f(x)$].

Da sehen wir dann, dass der spezifische Ort des Eintritts von einer Differenzierung in unseren Fällen abhängt:

erstens, von der gegebenen allgemeinen Richtungsorientierung des Objekts (Keimes, Tubulariastammes), von der so oft geredet wurde;

zweitens, von der durch den Versuch gesetzten absoluten Grösse des Systems;

drittens, von einer Grösse, welche angiebt, in welchen Lagebeziehungen dieser Ort zum Ort irgend einer schon vorher eingetretenen Differenzierung im Falle des „absolut-normalen" Geschehens steht; dadurch, dass er von dieser Grösse abhängt, wird nämlich die typisch-verkleinerte Proportionalität des Geschehens auch im Experimentalfall gewahrt.

Kennen wir diese drei Faktoren, so können wir in jedem einzelnen Fall vorhersagen, wo das erwartete Geschehen sich zutragen wird, und wir können sie kennen[1]).

Beziehen wir nun das Geschehen auf ein durch die Achsen der primären Richtungsorientierung gelegtes Koordinatenkreuz, nennen den Ort des Effekts (xyz), die absolute Grösse des Systems G, unseren dritten Faktor, die „Ortsrelation" im „Absolut-Normalen" R, so ist $(xyz) = \varphi(GR)$, wo R konstant ist, G aber durchaus den Charakter einer mathematischen Variablen besitzt.

Der Ort des Effektes ist in den von uns betrachteten Differenzierungs-

[1]) Wir reden nur davon, von was für Faktoren der spezifische Ort eines Effektes abhängt, nicht davon, was für Faktoren zum Eintritt des Geschehens in seiner Spezifität erfüllt sein müssen. Um das zu kennzeichnen, müssten, was hier nur kurz gesagt sein soll, noch zwei Faktoren hinzukommen: viertens die typische prospektive Potenz des Systems und fünftens die Summe dessen, was von den in der Potenz enthaltenen Möglichkeiten bereits realisiert ist.



fällen also nur ganz mittelbar von „aussen“ (in Hinsicht des Systems) bestimmt, nämlich nur so weit dessen absolute Grösse (G) von aussen bestimmt war. Im Anorganischen wird aber die Lokalisation eines Effektes, wenn sie nicht überhaupt spezifisch vorbereitet war, immer unmittelbar durch die Ursache bestimmt.

Dem abstrakt-wissenschaftlichen Bedürfnis, welches z. B. auch in den Formeln der mechanischen Wärmetheorie oder der Potentialtheorie volle Befriedigung findet, müssten unsere bisher gepflogenen Betrachtungen genügen: sie kennzeichnen, was unser Differenzierungsgeschehen eigentlich sei, sowohl nach dem allgemeinen Kausal-, wie nach dem allgemeinen Abhängigkeitsschema; sie zeigen auf beiden Wegen, dass es ein Geschehen sui generis, ein vitalistisches Geschehen sei, und sie lösen so das Lokalisationsproblem.

Wie aber Manche auch in den physikalischen Disziplinen die Anschaulichkeit lieben, auch wenn sie ihnen zu wirklicher Einsicht nicht mehr bietet als blosse Begriffsrelationen, so werden wohl besonders in abstrakter Begriffsanalytik noch wenig geschulte Biologen Anschaulichkeit des Ausgeführten wünschen.

Wir können sie ihnen bieten, ganz ebenso wie der Physiker Anschaulichkeit bieten kann: durch Erfindung. Erfindet er sich Moleküle mit auf typische Zonen hin wirkenden Attraktions- und Repulsions-„kräften“, wie z. B. in der Kapillaritätslehre, so erfinden wir uns, wenn nicht Moleküle, so doch „Kräfte“.

Wir haben ja durch die „primäre Richtungsorganisation“ gewisse „feste Punkte“, d. h. als different gekennzeichnete Punkte, an unseren Systemen, wie oft erörtert wurde. Lassen wir also diese Punkte Sitz differenzierender Fernkräfte sein, so haben wir alles, was wir brauchen, wenn wir nur annehmen, dass die „Fernkraft“ für jeden einzelnen Differenzierungsfall eine andere ist, und dass es eben in der prospektiven Potenz des von ihr betroffenen Systems begründet ist, ihr „antworten“ zu können.

Eben diese „Fernkräfte“ wären die oben hinsichtlich ihrer Natur unbestimmt gelassenen Reize, und zwar wären es echte formative Reize, denen jedes Element des Systems antworten kann, was eben das Reagieren zum Antwortsgeschehen stempelt.

Mit dem Auftreten irgend einer neuen Differenzierung an typischem Ort würden natürlich neue „feste Punkte“ gegeben sein, und so hätten wir denn auch während des ontogenetischen Ablaufs fortwährend neue „Sitze“ sich bethätigender „Fernkräfte“ gewonnen: es wäre gleichsam ein Nebencharakteristikum einer irgendwann auftretenden Differenzierung, dass

ihr Ort nun auch Sitz neuer auf Distanz wirkender differenzierender „Ursachen“ sei.

Unsere Fernkräfte wären „Ursachen“ der Differenzierung, typische „formative Reize“, und so wäre denn dieser Abschnitt durchaus dem Rahmen der vorhergehenden eingefügt: alles ist wieder speziell-kausal.

Dass unsere „Fernkräfte“ im Gegensatz zu denjenigen der Physik nur wenige quantitative Kennzeichen, und zwar natürlich in jedem Falle andere, haben, wird nicht Wunder nehmen, wenn man bedenkt, dass das Hauptcharakteristikum der Ontogenese die Qualität ist.

Quantitativ ist bestimmt das Areal ihrer Wirkung vom festen Punkt aus: dieses kann, je nach Bedürfnis, als Kugelfläche oder als Raum zwischen zwei Kugelflächen aufgefasst werden, praktisch wird es sich meist, da die Wirkung sich doch nur dort bethätigen kann, wo reaktionsfähiges Material vorhanden ist, als typische Distanz angeben lassen.

Aber das Mass unserer Fernkräfte, ihre typische Distanz, hat noch ein besonderes quantitatives Kennzeichen: es ist keine absolute, sondern eine relative Grösse. Und zwar ist es das deshalb, weil ja unsere harmonisch-äquipotentiellen Systeme sich auch nach beliebiger Verkleinerung (nach Operationen), die nur nicht gar zu weit gehen darf, in typischer Proportionalität differenzieren; die typische Wirkungsdistanz ist also regulierbar und zwar hängt ihre absolute Bestimmung in jedem Fall ab von der absoluten Grösse des Systems: in unserer Formel: $xyz = \varphi$ (GR) war mit anderen Worten dasselbe gesagt.

4. Anwendungen und Ausblicke.

Diese Ausführungen sollen nur anregend, nicht erschöpfend sein; alles Weitere mag der Leser in der ausführlichen Abhandlung nachlesen, und dort wird er auch die Anwendung des Gesagten auf besondere experimentell studierte Fälle finden. In letzterer Hinsicht sei nur das eine gesagt, dass gerade bei der Differenzierung der Tubularia die Abhängigkeit der Distanzen von der Richtung der Wundfläche besonders typisch hervortritt, indem bei schiefer Wundfläche die ganze Orientierung schief wird (Driesch [27]), und dass ich es für den Fall der Ausgestaltung des genannten Tieres versucht habe (35), die Regulierbarkeit der in Frage kommenden Distanzwirkungen quantitativ näher zu bestimmen.

Dass unsere Gesichtspunkte auch auf noch nicht experimentell untersuchte Fälle von Differenzierung eine hypothetische Anwendung finden können, ist klar. In dem, was wir speziell studierten, lagen meist typisch

verteilte Wachstumsphänomene vor, eben das „Typische“ an ihrer Verteilung, also, wenn wir auf früher gesagtes zurückgreifen, das Typische in der Schaffung spezifischer osmotischer Verhältnisse an Zellkomplexen, konnte hier nur „vital“, d. h. mit Hülfe unserer Distanzwirkungen begriffen werden; es ist aber offenkundig, dass typische Formbildung auch mittelst kapillaren Gleitens oder mittelst Wachstums von einzelnen Zellen oder Zellteilen, nicht von Zellkomplexen, stattfinden kann, und solches mag bei Ascaris, bei Anneliden, Rotatorien und sonst wohl stattfinden: sehr wohl könnten in diesen Fällen auch äquipotentielle Systeme, basiert auf sehr einfache Eiplasmastruktur, vorliegen, uud könnte das „Typische“ etwa des Gleitens in einer mittelst typischer Distanzwirkungen geschehenden spezifischen Effektäusserung an einzelnen Zellen (hinsichtlich des Chemismus und damit der Oberflächenspannung derselben) zustande kommen: so wäre nichts eingeführt, von dem wir nichts wissen, wie qualitativ-ungleiche Kernteilungen, oder von dem wir sogar eher das Gegenteil wissen, wie komplizierte Eistrukturen, sondern es wäre etwas eingeführt, was wir für gewisse andere Fälle doch brauchen. Bei vorausgesetzter Nichtregulierbarkeit einfachster Plasmastruktur (pag. 731) wäre sogar das Entstehen von „Halbbildungen“, z. B. bei Ilyanassa, aus einer isolierten Zweierblastomere durchaus mit unseren Mitteln verständlich, und wir brauchen für andere Fälle wohl nur ein sehr frühzeitiges Inkrafttreten der differenzierenden Distanzwirkungen anzunehmen; bei Ctenophoren scheint (Chun, Driesch-Morgan, Fischel [4]) beides kombiniert vorzuliegen; bei Ascaris sprechen die Riesenembryonen (zur Strassen [4]) für Regulierbarkeit des Eiplasmas; liegen also hier wirklich in den Furchungsstadien keine äquipotentiellen Systeme vor, was ja nicht bewiesen ist (denn „Furchungsmosaik ist kein Differenzierungsmosaik“, pag. 729), so wäre nur auf Frühzeitigkeit der Distanzaktionen zu recurrieren.

Dass auch die Differenzierung einzelliger Wesen Unterordnung unter unsere ganz allgemeinen Gesichtspunkte gestatten dürfte, mag in dieser von der Ausgestaltung der Metazoen handelnden Darlegung nur ganz nebenbei erwähnt sein. —

Auch die „Fernkraft-Fiktion“ lässt unsere letzten Erörterungen aus dem Rahmen des in den anorganischen Wissenschaften Bekannten heraustreten und macht sie zu vitalistischen, wie ohne weiteres klar ist. Auf drei verschiedenen Wegen haben wir also erkannt, dass das „Lokalisationsproblem“ ontogenetischer Differenzierung sich wohl „lösen“ lässt, aber eben durch seine Lösung unsere ganze Auffassung des Lebens erweitert.

Alles hier Gesagte ist aber nicht „metaphysisch“ und ebensowenig ist es „phantastisch“. Es ist notwendige Begriffszergliederung und neue

Synthese der durch die Zergliederung gewonnenen Begriffselemente. Auch das über die „Fernkräfte" Ausgesagte ist, wenn man einmal Anschaulichkeit will, notwendig.

Aufgabe zukünftiger Forschung aber wird es vor allem sein, neue Fälle bekannt zu machen und zu analysieren, in denen die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge zuerst problematisch, dann aber mit neuen Mitteln lösbar wird. Das heisst aber, es wird vor Allem Aufgabe der Zukunftsforschung sein, neue Fälle „harmonisch-äquipotentieller Systeme" zu ermitteln.

Von diesem Begriff ging unsere ganze Betrachtung aus; mit seiner blossen Aufstellung war eigentlich auch schon unser „Problem" aufgeworfen.

Die Diskussion unseres Problem führte uns auf ein spezifisch Neues; da wir nun dieses „Neue" — wir können es ein „neues Agens" nennen — doch einmal brauchen, möchte wohl die Frage am Platze sein, ob es nicht auch bei solchen Fällen von „lokalisierendem Geschehen" vorliegen könne. für die wir es zur Zeit noch nicht beweisen können: möchten nicht ontogenetische „Richtungsreize", wie sie beim Wandern der Mesenchymzellen der Echiniden vorliegen, auch Äusserungen unseres „neuen Agens", unserer „Distanzwirkung" sein, also keine „Chemotaxis", und möchten nicht etwa auch Kompensationen, Degenerationen u. a. vermittelt werden können durch andere Faktoren, als durch die wir sie uns in Übereinstimmung mit unseren derzeitigen chemisch-physikalischen Kenntnissen vermittelt denken?

Wir verlassen mit dieser Frage das Kapitel von den Ursachen der ontogenetischen Differenzierung.

VIII. Von der Spezifität ontogenetischer Effekte.

1. Aufgaben entwickelungsphysiologischer Betrachtung.

Wir haben untersucht, welche elementaren Mittel in der Ontogenese verwendet werden, wie die verschiedenen Elemente des Keimes sich hinsichtlich ihrer Potenz verhalten, und welche Arten von Ursachen die Differenzierungen hervorrufen: es bleibt uns übrig, über die Effekte dieser Ursachen etwas auszusagen. Von dem Spezifischen der ontogenetischen Effekte soll also in diesem Abschnitte gehandelt werden, wobei aber die Betrachtung willkürlich auf solche Effekte, welche „celluläre morphogene Elementarprozesse" sind (pag. 767), eingeschränkt bleiben soll, schon allein aus dem

Grunde, weil wir über intracelluläres Geschehen, also auch über alles Differenzierungs-Geschehen bei Protisten, noch viel weniger als über celluläres Geschehen sagen können, da uns hier zur Zeit so gut wie jede Handhabe fehlt, etwas zu sagen.

Insofern ihre prospektive Potenz jedenfalls mit zu ihrer Charakteristik gehört, ist natürlich in dem Kapitel, das über die Potenzverteilung handelte, schon Etwas von dem hier zu Behandelnden vorweggenommen worden. Wegen der logisch bestimmt gekennzeichneten Natur jenes Etwas, das uns die eigentliche „Differenzierung" bedeutete, war es gerechtfertigt, es gesondert zu behandeln: dort handelte es sich, kurz gesagt, um „Möglichkeiten", während wir jetzt von „Wirklichkeiten", von „Differenzen", handeln wollen.

Freilich ist jenes „Mögliche", jenes „Prospektive", in „Zukünftigem" sich äussernde auch in „Wirklichem", in „Gegenwärtigem" begründet, aber wir kennen dieses „Gegenwärtige" nicht und müssen uns begnügen, es durch das „Zukünftige", das „Prospektive" zu kennzeichnen, um so mehr als wir wissen (pag. 769), dass Gegenwärtig-Differentes nicht prospektiv-Differenziertes zu sein braucht. So bleibt immer die prospektiv-potentielle Kennzeichnung der Keimesteile das Wichtigste, wenigstens das Sicherste.

In Hinsicht des an ihnen „Möglichen" also, der δύναμις im Sinne des Aristoteles, waren, um kurz zu rekapitulieren, celluläre Elementarorgane beliebiger Ordnung dadurch charakterisiert, dass sie hinsichtlich ihrer primären prospektiven Potenz sich als äquipotentiell, aber spezifisch erwiesen, während sekundäre Potenzen entweder fehlen oder (bei Regenerationen und Verwandtem) spezifisch und inäqual verteilt, oder (bei Undifferenzierungen) spezifisch aber äqual verteilt sein konnten.

Was lässt sich denn nun überhaupt, abgesehen von der Potenzverteilung, über das Spezifische der Differenzierungseffekte, also der cellulären Elementarorgane, aussagen? Sagen wir zunächst einmal, was sich über sie nicht aussagen lässt; es lässt sich nämlich entwickelungsphysiologisch nicht ausmachen, warum jeder Effekt ein solcher ist, wie er gerade ist. Aus der Ursache verstehen wir das schon ganz und gar nicht, sahen wir doch (pag. 805), dass sie eigentlich nur die Lokalisation des Geschehens, gar nichts anderes erkläre. Man könnte nun sagen, dass wir bei Kenntnis des Endresultates der Entwickelung wohl zu sagen vermöchten, dieser Prozess sei eben dieser zum Zwecke der Ermöglichung der Bildung jenes Zieles.

Aber einmal ist zu erwägen, dass solches nur eine sehr allgemein

teleologische Erwägung wäre, die uns in Hinsicht des gerade vorliegenden, einzelnen Spezifischen doch keine Aufklärung böte; denn wir wüssten mit solcher Erwägung offenbar nicht, warum nun gerade dieser beliebig herausgegriffene Elementarprozess ein solcher und nicht etwa anders beschaffen ist; darüber, dass etwa gerade er und kein anderer an dieser Stelle der „Zweckmässigste", der „am wenigsten Energieaufwand erfordernde" oder ähnliches sei, wissen wir nämlich zur Zeit gar nichts. Aber auch ganz abgesehen von dem Ausgeführten, wäre bei jener allgemein-teleologischen Erwägungsart das Problem der Spezifität doch nur verlegt: warum denn nun jenes Ziel ein solches sei, wüssten wir nicht, und könnten es mit unseren Begriffsmitteln gar nicht wissen.

So ist denn zum allergrössten Teil die Frage nach der Spezifität der Differenzierungseffekte für die Entwickelungsphysiologie unlösbar. Die Frage nach dem „Warum" derselben ist ihr unzugänglich und zwar, kurz gesagt deshalb, weil sie ihr gar nicht angehört. Ein anderes Gebiet der rationellen Morphologie befasst sich mit dieser Frage, soweit hier überhaupt ein Befassen aus allgemein philosophischen Gründen möglich ist: die Umwandlungsphysiologie. Diese noch in den allerersten Anfängen befindliche Disziplin sucht, ausgehend vom Gedanken einer Descendenz der Formen, experimentell Gesetze der Reaktion der Spezifität der Formen auf äussere Reize, sowie eine etwa gegebene primäre Organisationsgesetzlichkeit derselben zu ermitteln; es seien hier die Namen Herbst und Standfuss genannt; auch die „Variations"arbeiten (Galton, Weldon, Bateson, Duncker[1]) u. a.) gehören hierher.

Wenig, sehr wenig ist auf diesem schwer zugänglichen Gebiete erst geleistet worden, wenigstens wissenschaftlich, d. h. exakt geleistet. Denn mag auch die grosse Menge der Biologen sich dem Studium der Spezifität zugewendet haben, nämlich mittelst der „Vergleichung", so geschah das doch nicht mit wahren einsichtsgewährenden Begriffsmitteln und konnte im günstigsten Fall einen brauchbaren praktischen Orientierungsrahmen[2]) abgeben, eine gute „Klassifikation", und etwa durch Schaffung des Begriffs „Typus" aufzeigen, wo vielleicht eine spätere exakte Erforschung von Organisationsgesetzen einzusetzen habe. (Die „phylogenetischen" Ausartungen der vergleichenden Descriptivforschung in den letzten Decennien sind leider nur zu bekannt. Näheres s. Driesch 18,33). —

Die Entwickelungsphysiologie wirft also die Frage nach dem „Warum"

1) Litteratur in der Abhandlung dieses Forschers.

2) Etwas anderes ist es natürlich, wenn deskriptiv-morphologische Arbeiten (R. Heidenhain, Apathy, Bethe u. a.) bewusstermassen im Dienst funktionell-physiologischer Forschung, als Vorarbeiten für sie gemacht wurden.



des Spezifischen nicht auf; sie nimmt das Spezifische als gegeben hin.

Sie kann aber nun fragen, „wie“ denn eigentlich das Spezifische von cellulären Elementarorganen gekennzeichnet sei. Bezüglich ihrer Potenzen geschah das schon; worin sich die Spezifität allgemein morphologisch und chemisch zeige, mag nun gefragt werden, und zwar sowohl in Hinsicht des Plasmas, wie der Kerne der Konstituenten, sodann möchte sich über die Zahl der ein Elementarorgan konstituierenden Elemente vielleicht etwas allgemeines eruieren lassen, anders gesagt über die Dauer und über die Beendigung der zu Differenzierungsbildungen führenden Elementarprozesse; so ergiebt sich denn ohne weiteres der Gang der folgenden Darstellung.

2. Von der morphologisch-chemischen Spezifität der Elementarorgane.

a) Plasmaspezifitäten.

Die Thatsache, dass in späteren Stadien der Ontogenese die Elementarorgane morphologisch-chemisch verschieden sind, bedarf keiner besonderen Erwähnung; beruht doch eben auf solchen Differenzen ihres Protoplasmas ganz vorwiegend ihre Unterscheidung. Anders ist es bei den Elementarorganen früherer Stadien: hier können sichtbarlich oft die Konstituenten verschiedener, gleichzeitig oder nach einander auftretender Elementarorgane nicht oder wenig verschieden sein. Es hat sich aber in solchen Fällen doch oft eine Differenz derselben, und zwar können wir wohl sagen eine chemische Differenz, ergeben. Solche nachzuweisen gelang durch Anwendung äusserer Faktoren, welche entweder auf successive Stadien verschieden stark oder auf dasselbe Stadium örtlich verschieden wirkten.

Es seien die wesentlichen Ermittelungen in dieser Hinsicht mitgeteilt, wobei sich, wie zu erwarten, zeigen wird, dass es grösstenteils dieselben sind, welche zu Anfang als Belege für spezifische Verwendung energetischer Mittel oder für spezifische Schädigung durch solche aufgeführt wurden. Hier ist nur der Gesichtspunkt ein anderer; dort zeigten wir: energetische Quellen können auch im Dienst spezifischen Geschehens stehen; hier wollen wir zeigen: durch spezifische Einwirkung von Energiequellen wird Spezifität des Geschehens dargethan.

Dass bei der Furchung, falls hier nicht sichtbarlich differente Elemente resultieren, die Elemente, sowohl eines Stadiums im Vergleich zu sich, wie successiver Stadien im Vergleich zu einander, keine Differenzen

in ihrer Reaktionsfähigkeit zeigen, lehrte Loeb (7) für die Keime von Fundulus hinsichtlich ihrer Empfindlichkeit gegen Wasserentziehung und Sauerstoffmangel, Fischel (6) für Echiniden hinsichtlich ihrer Aufnahme verschiedener Farbstoffe. Die von Loeb (9) einmal erwogene Möglichkeit, dass durch den Stoffwechsel die Blastomeren etwa mit der Zeit successive verändert werden möchten, so dass, selbst wenn sie alle gleich verändert wären, doch eine $^1/_8$-Blastomere nicht dasselbe sei wie $^1/_8$ des Eies, erscheint hierdurch mindestens sehr unwahrscheinlich (vgl. hierzu pag. 832). Erst die Blastulation schliesst wirklich die Furchung und verändert die von ihr gelieferten Elemente, alle gleichermassen.

Verhalten sich also die Blastomeren, wenigstens wo äquipotentielle Systeme vorliegen, relativ gleich, so verhalten sich nun die verschiedenen Elementarorgane verschiedener Ordnung, auch bei ziemlich gleichem äusseren Habitus, relativ verschieden, was gut mit dem über die Potenzverteilung Ermittelten harmoniert.

Schon O. u. R. Hertwig fanden, dass Echinidengastrulae im Entoderm mehr Methylenblau aufnehmen als im Ektoderm. Herbst (3) erweiterte den Befund dahin, dass noch aus einer $\frac{1}{5000}$ %-Lösung Färbung eintritt, und zwar indem die Entodermzellen sehr stark violett, die Wimperkranzzellen mittelstark violett, die Mesenchymzellen aber blau gefärbt werden. Solche „Metachromasien" sind auch später wiederholt gefunden worden. Näheres über diesen Begriff sowie über die Frage, woran und wie die Farbstoffe gefunden erscheinen, mag man z. B. bei Fischel (5) nachlesen.

Loeb (7) fand, dass bei Embryonen von Fundulus die Empfindlichkeit gegen Wasserentziehung mit fortschreitendem Alter ab-, diejenige gegen Sauerstoffentziehung dagegen zunimmt.

Nach Herbst (3) sind nur Stadien der ersten Hälfte der Furchung, aber nicht mehr spätere Furchungsstadien oder Blastulae der Seeigel für die formative Einwirkung des Lithiums zugänglich; hat es aber bis zum Blastulastadium hin eingewirkt, so zeigt sich später sein Einfluss auch im lithiumfreien Seewasser. Nach demselben Forscher nimmt die Empfindlichkeit gegen Chloral mit fortschreitender Entwickelung ab.

Örtlich spezifizierte Beinflussung von Keimen durch äussere Faktoren lehren die Lithiumversuche von Herbst natürlich auch besonders deutlich: die Entodermbildungszone wird erweitert u. s. w. Er fand ferner, dass bei Asterias durch Rhodankalium, bei Sphaerechinus durch buttersaures Natrium die Urdarmbildung unterdrückt wird (8), so dass Asterias also auf dem Blastulastadium Mesenchym bildet.

Die Salzversuche von O. Hertwig (8), Gurwitsch, C. B. Wilson

haben ebenfalls eine verschieden starke Schädigung oder Hemmung der verschiedenen Teile des Amphibienembryo gezeigt; nach ersterem Forscher sind es beim Froschembryo vorwiegend die nervösen Anlageteile, welche durch Kochsalzlösungen geschädigt werden.

b) Kernspezifitäten.

Es tritt nun die Frage an uns heran, ob die entweder ohne weiteres gesehenen oder durch äussere Agentien constatierten wirklichen Differenzen an Elementarorganen in ihrem Plasma oder in ihren Kernen begründet sind, oder vielmehr, ob sie auch in ihren Kernen begründet sind, denn dass sie im Plasma jedenfalls mitbegründet sind, ist ohne weiteres klar, und auch z. B. für den Fall spezifischer Furchungszellen oft erörtert worden.

Von Hansemann ist behauptet worden, dass bei Wirbeltieren die Mitosen spezifischer Gewebsarten unter einander gewisse Differenzen aufweisen, Ribbert in einer Besprechung der Arbeit genannten Forschers und Lavdowsky bestreiten zwar, wennschon nicht direkt die Thatsache, so doch die Möglichkeit sie einwandfrei demonstrieren zu können. Lassen wir also die Entscheidung offen.

Sicher ist dagegen das zuerst von Boveri (2) nachgewiesene und später von jedem Nachuntersucher bestätigte Faktum, dass bei Ascaris die Geschlechtszellenfolge sich in den Kernen von allen somatischen Zellen des Embryo unterscheidet, indem sie allein die ursprünglich im Ei gegebenen Chromatinverhältnisse bewahrt.

Häcker glaubt bei Cyclops etwas Ähnliches gesehen zu haben; er fand einen der „Keimbahn" stets folgenden Körnchenhaufen, seine nukleare Herkunft konnte er aber nicht zeigen und so bleibt es nicht ausgeschlossen, dass hier eine rein plasmatische Bildung, vielleicht sich allmählich konzentrierend, vorliegt, wie wir solches ja für andere Formen, nach Jennings z. B. für Asplanchna, wissen.

Halten wir uns also nur an Boveri.

Dass hier eine „Differenz" in den Kernverhältnissen zwischen Generationsbahn und „somatischen" Zellen vorliegt, ist natürlich als Thatsache ohne weiteres anzunehmen; etwas anderes ist es, wenn wir nach der Herkunft der Thatsache und nach ihrer Bedeutung fragen.

An und für sich liegt ja gar kein Grund vor, weder über den Nachweis von Kerndifferenzen in spezifischen Zellen sich besonders zu freuen, noch sich gegen Annahme dieser Thatsache besonders zu sträuben. Der Kern ist ein Zellorgan, wie jedes andere, wie z B. auch die Centren, auf deren Grössendifferenzen in verschiedenen Furchungszellen H. E. Ziegler (3, 5) wiederholt aufmerksam gemacht hat.

Nur gewisse neuere Entwickelungstheorien haben dazu geführt, im Kern ein mit den Differenzierungsphänomenen in besonders fundamentaler Beziehung stehendes Etwas zu erblicken. Eine scheinbare Stütze fanden diese Theorien darin, dass bei der Befruchtung das Spermatozoon fast nur Kernsubstanz mitbringt und doch den Entwickelungsverlauf, mit Ausnahme der allerersten Stadien, ebenso beeinflusst wie das Ei, was namentlich die Bastarde lehren (Boveri [1, 3], Seeliger, Driesch [32]); auch die Thatsache, dass nach Gruber, Nussbaum (1), Balbiani und Verworn kernlose Protisten nicht regenerieren, ist dafür angeführt worden.

Unter „Kernsubstanz" verstand man besonders das „Chromatin", ja man weiss nur von ihm, nur von seinen Differenzen etwas in dem Boverischen Falle.

Hier ist aber nun wohl zu erwägen, dass nach Miescher das Chromatin der Spermatozoen chemisch nicht komplizierter gekennzeichnet ist als irgend ein anderes und dass nach Mathews das Spermachromatin von Echiniden sich chemisch komplizierter als vom Hering gewonnenes erwies.

Auch haben sich bisher bei Anwendung der unzählbaren von der Technik angewandten Farbstoffe die Chromatinelemente einer Furchungszelle nie in ihren verschiedenen Teilen als verschieden erwiesen.

Alles das spricht zum mindesten nicht für eine fundamentale Bedeutung des Chromatins für die Differenzierungsphänomene.

Irgend eine Funktion hat das Chromatin sicherlich, wahrscheinlich eine sehr wichtige, vielleicht für die Differenzierungsgeschehnisse als „Mittel" unumgänglich nötige, wie wohl die Protistenversuche[1]) zeigen; aber dazu, ihm mit so starkem Nachdruck eine andere als eine blosse Mittelsrolle zuzuschreiben, dazu hat doch wohl nur eine gewisse Auffassung vom Leben oder von der Natur überhaupt veranlasst, welche sich ohne „Stoff" kein Naturgeschehen denken kann und daher für differenzierendes Geschehen auch differente „Stoffe" als eigentliche Grundlage des Geschehens brauchte. So wurde das Chromatin „Träger" der Vererbung.

Doch gehört eine nähere Ausführung des Angedeuteten nicht hierher; erwähnt musste aber alles Gesagte werden, um einzusehen, dass allen Chromatindifferenzierungsbefunden eine Bedeutung zugeschrieben zu werden pflegt, die nur von dogmatischen Gesichtspunkten beeinflusst ist und sich dem unbefangenen Beurteiler nicht ergiebt.

---

[1]) Ich nenne hier, und zwar auch unter Vorbehalt, nur sie und nicht die Bastardversuche; letztere lehren nur, dass etwas mit dem Kern in irgendwelcher Beziehung stehendes für das Spezifische der Entwickelungsphänomene von fundamentaler Bedeutung sei. Was das sei, ob das überhaupt ein „Stoff" oder eine „Organisation" oder was sonst sei, wissen wir gar nicht.



Wer will, ohne Experiment, behaupten, dass bei Ascaris die somatischen Furchungszellen eine Beschränkung ihrer prospektiven Potenz erfahren haben, oder, wenn das der Fall wäre, dass solches eben von ihren Kernverhältnissen kommt?

Wir sehen also: aussagen über die Bedeutung beobachteter Kernspezifikationen können wir weder in dem von Boveri, noch in den von Hansemann beobachteten Fällen, ihre Richtigkeit vorausgesetzt, etwas. Wir können nur sagen: wo die Differenzierungsphänomene so viele Charaktere der Zellen betreffen, warum nicht auch die Kerne?

Über die „Ursache" (in unserem Sinne, pag. 777 und 805) der Kerndifferenzen aber, und Entsprechendes würde von Centrendifferenzen gelten, können wir wohl dasselbe aussagen wie über Differenzierungsursachen überhaupt: sie mögen in der Eiorganisation primär gegeben sein, oder mögen formative Reize bekannter Art sein, oder werden, mit grösserer Wahrscheinlichkeit, der Kategorie unserer spezifisch vitalen Distanzagentien angehören.

Schon früher sagten wir, dass, falls wirklich bei Ascaris „Furchungsmosaik" ein „Mosaik der Potenzen" bedeute, hier ein sehr frühzeitiges Eintreten der Distanzwirkungen anzunehmen sei (pag. 817), da sein Eiplasma wegen der von zur Strassen (4) studierten „Riesen" wohl nur einfach organisiert sein könne: dieser Gesichtspunkt gilt auch hier, wo Differenzierung einmal nachweislich nicht nur das Plasma, sondern auch den Kern betrifft.

Thatsächlich vorkommende Kerndifferenzen leisten also, selbst wenn sie bereits Furchungszellen betreffen, was sie aber in den meisten anderen Fällen, z. B. bei Echinodermen, sicherlich nicht thun (Druck- und Verlagerungsversuche!), den mit qualitativ-ungleicher Kernteilung operierenden Hypothesen in keiner Weise Vorschub, wenigstens nicht, sofern diese, wie es ja der Fall ist, in so gekennzeichneten Kernteilungen den primären Differenzierungsgrund sehen. Denn jene Kerndifferenzen können Effekte, also ein Sekundäres sein; damit gehören sie, wie jedes andere Typische an Zellen, in die Kategorie der spezifischen morphologischen Kennzeichen cellulärer Elementarorgane.

3. Von der Beendigung cellulärer morphogener Elementarprozesse.

Alle morphogenen Elementarprozesse haben das Kennzeichen der Dauer, sie gehen einmal zu Ende, und ihr Ende ist nicht ohne Bedeutung für den ontogenetischen Ablauf, denn die Versuche über Zerschneidung von Blastulis und Gastrulis von Echinodermen, welche im Kapitel



über die Potenzenverteilung diskutiert wurden, erlauben wenigstens für diese wenigen geprüften Fälle die Aussage, dass Neuinscenierung von Differenzierungen immer erst nach völliger Fertigstellung eines Mutterbodens an ihm erfolge.

Bestehen Elementarprozesse in histologischer Umprägung vorhandener Zellen zu komplizierterer Organisation, so sind sie zu Ende, wenn diese erreicht ist, ihre Dauer tritt hier nicht als eigentlich gesondertes Problem auf; anders bei cellulären Elementarprozessen, d. h. bei solchen, welche durch Teilung, meist mit nachfolgendem Wachstum, Zellenreihen neu liefern. Hier wird die Frage nach dem „Warum" der Beendigung zu einer Sonderfrage, die ganz für sich behandelt werden kann.

Wenn wir bei Behandlung dieser Sonderfrage an cellulären Elementarprozessen das Augenmerk auf ihre Zusammensetzung aus Elementen richten, können wir auch fragen, wie es komme, dass sie eine fest-normierte Zahl derselben besitzen, wodurch diese feste Zahl bestimmt werde.

Im besonderen ergiebt sich die Doppelfrage, ob diese feste Zahl schon von Inscenierung des Prozesses an gegeben sei und inwiefern das der Fall sei, oder ob eine besondere äussere Ursache den in Gang gesetzten Prozess beende und damit die Zahl bestimme.

Voraussetzung der Beantwortungsmöglichkeit der Doppelfrage ist natürlich, dass überhaupt im „absolut-normalen" Fall, allgemeiner gesagt: unter identischen Bedingungen, die Zahl der Zellen eines Elementarorganes ganz oder annähernd konstant sei.

Zu den „identischen Bedingungen" gehört gleiche Gesamtgrösse der untersuchten Individuen und gleiche Grösse der untersuchten Elementarorgane: würde sich bei Erfüllung dieser Voraussetzungen eine konstante Zahl der Zellen von Elementarorganen ergeben, so wäre damit natürlich auch eine konstante Grösse der das Elementarorgan zusammensetzenden Elemente konstatiert, während bei unter gleichen Bedingungen nicht fixer Zellenzahl die Zellgrösse ihr umgekehrt proportional schwanken müsste.

Sind die Bedingungen insofern nicht die gleichen, als die Untersuchungsobjekte im ganzen von differenter Grösse sind, so würde unsere Frage nach den Faktoren, welche die Zellenzahl bestimmen, natürlich nur dann einen Sinn haben, wenn die Zellengrösse fix wäre; anderenfalls könnte die differente Gesamtgrösse ja in einer Differenz der Zellen hinsichtlich ihrer Grösse, nicht ihrer Zahl bestehen.

Unsere Vorfragen lauten also: Sind Zellengrösse oder Zellenzahl fester bestimmte Faktoren? Sind beide variabel (unter gleichen Bedingungen zu einander umgekehrt proportional) oder nur einer und welcher?

Betrachten wir zunächst den „ersten" Elementarprozess (pag. 768),

die Furchung, und sein Resultat, das erste Elementarorgan, die Blastula, so gestatten hier die zur Zeit vorliegenden Ergebnisse leider keine definitive Antwort: Bei Echinodermen furcht sich, wie mitgeteilt (pag. 727), die isolierte $^1/_2$- oder $^1/_4$-Blastomere wie das halbe oder viertel Ei; dass sie auch die halbe oder viertel Normalzahl von Blastulazellen liefert, fand Morgan (6); so wäre also hier die Zellengrösse konstant, die Zellenzahl in Proportionalität zur Keimesgrösse variabel, wie wir Entsprechendes später allgemein finden werden.

Freilich hat Wilson (4) einmal verkleinerte Ganzfurchung einer $^1/_2$-Blastomere von Strongylocentiotus beobachtet und giebt solches Geschehen auch als ziemlich häufig für die isolierte Amphioxusblastomere an (2); es ist aber in diesen Fällen nichts über unser eigentliches Problem, die definitive Grösse der Blastulazellen mitgeteilt, und so lassen wohl beide Befunde keine sichere Deutung zu, um so weniger, als der erstere sehr aphoristisch mitgeteilt und beim Amphioxus schwer zu sagen ist, was man überhaupt Halb- und was verkleinerte Ganzfurchung nennen solle.

Näher berühren uns die Befunde über die Furchung von Eifragmenten der Echiniden und ihr Resultat: oben (pag. 727 f.) ist mitgeteilt, dass sich solche bald als Bruchstücke, bald verkleinert - ganz furchen: wollten wir also z. B. unser Augenmerk auf die Mikromeren richten, so würde letzterenfalls für sie unser Satz von der Konstanz der Zellgrösse natürlich nicht gelten, aber sie sind nicht eigentlich ein Elementarorgan, um so weniger, als ihnen ja keine spezifisch morphogene Bedeutung zukommt (pag. 732). Bezüglich der von Eifragmenten gelieferten Blastulazellenzahl giebt nun zwar Morgan (6) an, dass sie, auf die Grösse des betreffenden Fragments bezogen, relativ zu hoch, dass also die Zellengrösse kleiner als normalerweise, also keine Konstante sei; aber Morgans Befunde sind in sich so wenig eindeutig, dass nichts Sicheres aus ihnen zu schliessen ist: es mag sein, dass hier eine Abweichung von der Regel vorliegt, vielleicht allemal bei vorausgegangener, verkleinerter Ganzfurchung; es mag aber auch sein, dass durch Austritt osmotisch wirkender Stoffe, infolge der Operation, die Eifragmente kleiner erscheinen als sie sind, wodurch denn auch jede einzelne Blastulazelle ärmer an lebender Substanz erscheinen würde, als sie ist. Kurz, wir können nur sagen, dass diese eingehend von mir (31) erörterten Verhältnisse dringend einer Nachprüfung bedürfen.

Endlich bliebe noch Zojas (1) Befund an $^1/_2$-Blastomeren von Liriope zu erwähnen, nach dem bei genannter Form durchaus verkleinerte Ganzfurchung beobachtet ward, derart, dass auch die „Delamination" um eine Furchungsphase zu spät und unter Lieferung der absolut normalen Zahl von Entodermzellen erfolgte, die natürlich alle die halbe Normalgrösse aufwiesen. Aber auch hier handelt es sich mehr um Durchgangsstadien als

um eigentliche Elementarorgane, und es fehlt die Angabe darüber, ob am wirklich definitiv in Zellen zerlegten Ektoderm und Entoderm, dem eigentlichen Furchungsresultat[1]), die Zellengrösse kleiner als die Norm, die Zellenzahl aber normal war. Nur in diesem Falle aber würde eine wirkliche Abweichung von der Regel der Konstanz der Zellengrösse vorliegen.

Über die Furchung und ihr Resultat können wir also wenig Sicheres in unserer Frage bieten; wenden wir uns späteren Elementarorganen zu.

Es hat sich ergeben, dass auf identischen Querschnitten durch annähernd kongruente Objekte die Zahlen der Organzellen bei Ctenolabrus, Amphioxus (Morgan (3, 11) und Triton (Herlitzka [2]) konstant sind.

Absolut gezählt wurden von Morgan (6, 9) die Zellen im Blastoderm des Sphaerechinus (500) und Echinus (1000), von ihm (6) und von mir diejenigen des Urdarms von Sphaerechinus (c. 80—90), von mir (31, 32) diejenigen des Mesenchyms von Echinus (55—60), Sphaerechinus (c. 30), Strongylocentrotus (gegen 50) und der Chorda von Phallusia (c. 30).

Dazu kommt eine Schätzung der Zellenzahl am Darm von Asterias.

Mc Murrich (2) fand, dass bei Cymothoa allemal eine Zelle des Mesoblastbandes zweien des Ektoblastbandes entspricht, alle drei zusammen bilden ein Segment. Aus Befunden von Bergh (2) u. a. möchte sich Ähnliches ergeben.

Alles Gesagte weist darauf hin, dass unter gleichen Bedingungen Zahl und Grösse der Zellen in Elementarorganen konstant ist.

Welcher beider Faktoren ist nun unter ungleichen Bedingungen der konstante? Denn dass beide hier inkonstant sein möchten, ist nach dem ersten Resultat nicht zu erwarten.

Morgan (6) ist der Beantwortung dieser Frage zuerst näher getreten, freilich nicht unter unseren Gesichtspunkten, sondern gelegentlich seiner Untersuchungen über die kleinsten, noch Entwickelung ermöglichenden Keimesteile.

Er glaubte, an Larven, welche aus isolierten $^1/_2$-Blastomeren gezogen waren, für Ctenolabrus, Echiniden und Amphioxus gezeigt zu haben, dass, um in unserer Sprache zu reden, hier sowohl Zellenzahl wie -grösse absolut konstant, nämlich diejenigen des absolut-normalen Geschehens seien, dass also das Resultat für den vorliegenden Fall zu gross, improportional sei, denn die Furchung der isolierten Blastomeren sollte — wenigstens für Echiniden ward das konstatiert — nur die halbe Normalzellenzahl geliefert haben.

Herlitzka (2) prüfte dieselbe Frage an $^1/_2$-Blastomerenlarven von Triton und fand in dem einen Fall, wo er ein sicheres Resultat gewann

[1]) Nach unserer strengen Definition (pag. 721) gehört bei Gerponiden in der That die gesamte „Keimblätterbildung" zum Verlauf der Furchung.



(für die Myotome), die halbe Zellenzahl im Vergleiche zu absolut-normalen Keimen.

Alle Untersuchungen Morgans und Herlitzkas waren entweder keine absoluten Zählungen, sondern Berechnungen aus Querschnittszählungen (Fisch, Amphioxus, Triton) oder doch Zählungen an ungeeignetem Material (Echinidenurdarm) gewesen.

Ich selbst (31) konnte feststellen, dass Morgans Zählungen am Amphioxus (vielleicht auch die am Fisch) gar nicht die absolut-normale, sondern die halbe Zahl im Vergleiche zum normalen ergeben hatten, und dass seine Aussage auf einer irrtümlichen Berechnung basiert war; auch Nachuntersuchungen der Sachlage an dem (recht ungünstigen) Sphärechinusurdarm ergaben mindestens die Wahrscheinlichkeit, dass Morgan sich geirrt habe.

Mit Sicherheit konnte ich aber durch absolute Zählungen der Elemente der Chorda von Phallusia, des Mesenchyms von Echinus und Sphärechinus, sowie von geometrisch-ähnlichen Darmregionen von Asterias, ausgeführt an $^1/_2$-Blastomerenlarven und verglichen mit Zählungen an Ganzeilarven, darthun, dass hier allemal die Elementarorgane der Halbeilarve die halbe Zellenzahl im Vergleiche zur Ganzeilarve aufwiesen.

So kann denn wohl als bewiesen gelten, dass unter ungleichen Bedingungen, bei verschiedener Keimgrösse, die Zellenzahl von Elementarorganen variabel, und zwar in Proportionalität zur Keimgrösse variabel, die Zellengrösse aber konstant ist. Übrigens ist Gleichheit der Form und Grösse, ohne Rücksicht auf Grösse und Alter des Gesamtkeime für die Zellen des embryonalen Froschdarmes bei gleichem Differenzierungsstudium von Herlitzka (3) direkt durch Messung nachgewiesen worden.

Was dem Gesagten etwa entgegenstehen möchte, sind Befunde Morgans (6) an Eibruchstücklarven und an Blastulawandlarven von Echiniden hinsichtlich des Urdarms; dieselben sind aber in sich selbst höchst ungleich und daher ganz problematisch. Das Objekt ist eben sehr ungünstig. Auch von meinen eigenen Befunden bezüglich des Mesenchyms von Bruchstücklarven von Echinus ([32] Anhang) gilt Gleiches. Man kann hier wegen möglichen Austritt osmotischer Stoffe und darauf folgender physikalischer Verkleinerung durch Verletzung bei Herstellung der Bruchstücke nie sagen, einen wie grossen Bruchteil des Eies man eigentlich vor sich habe; dass in der That wenigstens bei den Eibruchstücken die scheinbare Grösse der Objekte dem wirklichen Betrag an lebender Substanz nicht entspricht, scheint mir vorwiegend daraus hervorzugehen, dass, im Gegensatz zu Ab-

kömmlingen einer isolierten Blastomere, die Zellen der Blastula hier, wie oben erörtert, kleiner als normalerweise sind (Morgan [2, 10]); ganz dasselbe Resultat erhält man durch künstliche Wasserentziehung aus ganzen Eiern. Auch Blastulawandfragmente mögen wegen Herabsetzung des Blastocoeldruckes durch die Operation wohl ganz wesentlich gegenüber den wirklichen Verhältnissen verkleinert erscheinen.

An Larven von Asterias, welche aus sehr grossen und aus sehr kleinen Eiern hervorgegangen waren, konnte ich unschwer eine Proportionalität der Gesamturdarmgrösse und der Urdarmzellenzahl zur Gesamtkeimgrösse darthun, ein Resultat, das also mit den oben sicher gestellten harmoniert. —

Was mit allem exakt Ermittelten in unserer Sache geleistet ist, ist nicht viel mehr als die provisorische Beantwortung der Vorfragen unseres Themas, nämlich jener Vorfragen, ob die Zellenzahl im absolut Normalen konstant, und ob bei differenter Keimgrösse sie oder die Zellengrösse variabel sei.

Wir können mit ziemlich hoher Wahrscheinlichkeit die erste Frage mit „ja" beantworten und hinsichtlich der zweiten sagen: die Zellenzahl ist variabel, die Zellengrösse konstant.

Aber etwas mehr als nur die Vorfrage unseres Themas haben wir doch wohl auch provisorisch erledigt: es wurden die gefundenen Zahlen ja nicht nur zur „Keimgrösse" sondern zur „Eigrösse" in Beziehung gesetzt[1]), resp. zu Eibruchteilen. Dieser Umstand lehrt uns denn doch wohl schon etwas über einen Faktor, welcher die Zellenzahl in Elementarorganen, wenigstens in solchen frühester Ordnung, bestimmt, welcher die Elementarprozesse „beendet".

Wir können wohl für die untersuchten Fälle schliessen, dass ihr Ende mit ihrer Inscenierung zugleich gegeben sei, indem ihre Zellenzahl in jedem Einzelfalle von der Masse des Eiplasmas abhängt.

Für das Mesenchym der Echiniden wird dieser Satz noch durch eine andere Experimentalserie gestützt, nämlich dadurch, dass im Falle von Bastardierungen die Zellenzahl des genannten Elementarorgans immer genau dem Typus der Mutter folgt (Driesch [32]).

Wie man sich diese Abhängigkeit der Zellenzahl, also bei konstanter Zellengrösse auch der absoluten Grösse der Elementarorgane von der Eiplasmamenge vorstellen will, muss zunächst dem Belieben eines Jeden

1) Nach Conklin (1) sollen bei Crepidula kleine Embryonen mit wenigen Zellen und grosse Embryonen mit vielen Zellen aus Eiern gleicher Grösse entstehen. Man sieht, die Zellgrösse ist auch hier etwas festes, die Zellenzahl variabel. Bezüglich eines Verständnisses der Differenzen würde aber hier die Sachlage komplizierter liegen, da die Bezugnahme auf differente Eigrössen eben nach Conklin ausgeschlossen wäre. Entsprechendes gilt von Erörterungen von Sachs; vgl. auch Fischel (1).

überlassen bleiben. Wir mögen allgemein sagen, dass „physiologische Mittel" zur Organgestaltung im Ei und damit auch in Eibruchteilen in bestimmtem Quantum enthalten seien. Das sagt freilich recht wenig. Den Begriff der „organbildenden Stoffe" mag man hier heranziehen (Sachs, Loeb).

Hingewiesen mag bei dieser Gelegenheit darauf sein, dass nach dem Gesagten eine quantitative Mehrleistung der isolierten ½-Blastomere der Echiniden im Vergleiche zur im Verband befindlichen nicht vorliegt; es liegt nur eine Andersleistung, im Sinne einer proportional-verkleinerten Ganzbildung, vor. Sonach ist es nicht berechtigt, wenn Fischel (4) daraus, dass bei aus einer ½-Blastomere gezogenen Ctenophorenlarven eine kleine dritte neben zwei grossen Entodermtaschen vorhanden ist, nicht auf potentielle Gleichheit der Entodermelemente schliessen will, da hier „keine Mehrleistung" vorliege. Wie gezeigt, geschieht auch bei der Ganzdifferenzierung isolierter Blastomeren von Echinodermen nie „mehr" sondern „Anderes" (vergl. pag. 729).

Ob nun unser, für die untersuchten Fälle richtig befundener Satz, dass das Ende der ersten Elementarprozesse mit dem Anfang zugleich gesetzt sei, indem eben die, natürlich relativ genommene, Dauer ihres Verlaufs von im Ei quantitativ-bestimmt gegebenen Mitteln abhänge, allgemein gilt, das ist wohl sehr zu bezweifeln, und wir können selbst solchen Resultaten, wie Morgan sie gefunden zu haben glaubte, die Möglichkeit nicht von vornherein absprechen. Wenn die grosse Mehrzahl aller ontogenetischen Effekte Auslösungen sind, so könnten diese auch wohl einmal in ihrer Quantität ganz unabhängig von der Quantität des Mutterbodens sein, ebenso wie Blüten und andere Teile von Pflanzen von gleicher Grösse sind, mögen sie an einem grossen oder an einem kleinen Zweige oder Mycel oder wo sonst entstehen.

Das für Tubularia von mir (35) konstatierte Verhalten, dass nämlich die Grösse des Reparationsareals neuer Hydranthen von der Grösse des reparierenden Stammes unabhängig, ist falls letztere ein gewisses Mass nicht unterschreitet, mag hier ebenfalls für unsere Zwecke erwähnt sein.

Andererseits ist durchaus nicht zu übersehen, dass sehr wohl der gleich anfangs erwogene Fall, dass nicht das Ende eines Elementarprozesses mit seinem Anfang zugleich gegeben sei, sondern durch einen besonderen Faktor induciert werde, auch in frühen Stadien der tierischen Ontogenese realisiert sein kann: im Ektoderm der Ctenophoren scheint mir solches der Fall zu sein, wenigstens werden hier Larven aus einer ½-Blastomere total vom Ektoderm überwachsen; das von dieser Blastomere stammende Ektoderm leistet hier also wirklich „mehr" als im absolut-normalen Fall, woraus denn vielleicht geschlossen werden könnte, dass seine

mit Wachstum verbundenen Teilungen thatsächlich durch einen neuen Faktor, etwa durch den allseitig erfolgten Anschluss, also durch auftretenden Widerstand, sistiert werden.

Hier wäre auch der neuerdings besonders von Ribbert (3) verfochtenen Ansicht zu gedenken, dass „Geschwulst“-Bildung auf neu erregtem Wachstum und Teilung von Gewebselementen, die vorher durch Widerstände an der Äusserung dieser Fähigkeiten verhindert waren, beruhe. Wenn nach Angaben genannten Forschers der als „Gallertkern“ bezeichnete Chordarest in den Zwischenwirbelscheiben der Lendenwirbelsäule, experimentell vom Druck, der ihn beeinflusste, befreit, wieder zu wuchern beginnt, so stützt das einerseits die genannte Geschwulsttheorie und giebt andererseits, wie mich dünkt, ein gutes Beispiel für einen von aussen her „beendeten“ Elementarprozess ab: nach Entfernung des Faktors, der ihn beendete, geht eben der Elementarprozess weiter; sein Ende war nicht mit seinem Anfang zugleich gegeben. —

Wir redeten bisher nur von Ontogenesen sogenannter „geschlossener“ oder „determinierter“ Formen, wie die meisten Metazoen es sind, und auch hier nur von frühesten Elementarprozessen.

Dass bei „ultimären“ Elementarprozessen, also bei solchen, an deren Resultat kein neuer Prozess insceniert wird (pag. 768), das „Ende“ von äusseren Faktoren abhängt, zeigen allein schon die oben geschilderten Thatsachen der „funktionellen Anpassung“; auch kann durch andere Mittel die „Dauer“ dieser Prozesse verlängert werden, wie denn gewisse Gifte Wucherungen des Lebergewebes hervorrufen u. s. f., wobei natürlich eigentliche Neubildungen von der Betrachtung auszuschliessen sind, denn wir reden nicht davon, dass Neues gebildet, sondern davon, dass ein noch selbst oder in seinen Resultaten vorhandener Prozess wieder aufgenommen werde.

Dass manche Substanzen Elementarprozesse beliebiger Ordnung unterdrücken (s. Herbst u. a.), ist bekannt, mit der Frage nach der gesetzlichnormalen Beendigung derselben dürfte das aber nicht immer ohne weiteres in Beziehung stehen; im Lithium zeigte Herbst (3) eine Substanz, deren Zusatz die Zellenzahl des Entoderms der Echiniden wesentlich zu erhöhen vermag, das mag immerhin auch hier erwähnt sein.

„Offene oder indeterminierte“ Formen nannten wir solche, deren Teile keine typisch fixierten Lagebeziehungen zu einander haben: jeder einzelne Teil hat hier eben keine, in bezug aufs Ganze, fest bestimmte Grösse. Die Pflanzen und manche Cölenteraten, z. B. die Hydroidpolypen, gehören hierher.

Offene Formen mögen bezüglich mancher Teile auch geschlossen sein, wie es z. B. die Pflanzen hinsichtlich der Blüten, die Hydroiden hinsicht-

lich der Köpfchen sind. Soweit sie „offen" sind, tritt natürlich die Frage nach der Beendigung ihrer, eben nicht typisch quantitativ fixierten Elementarorgane (und auch zusammengesetzten Organe) stets als Sonderproblem auf: es genüge an das Etiolement der Pflanzen zu erinnern, sowie daran, dass nach Loeb Stolonen der Hydroiden bei Anschmiegung an einen festen Körper weit intensiver wachsen als frei im Wasser. —

Dieser ganze Abschnitt hätte sich auch als von der Quantität der Elementarorgane handelnd überschreiben lassen. Quantität ist keine Ordnung, und wenn wir auch über die Herkunft der Quantität aller einzelnen Teile eines Keimstadiums etwas wüssten, wüssten wir über ihre typische Ordnung damit noch gar nichts. „Organbildende Stoffe" nützen uns nur für jene, für diese nicht (vgl. pag. 746).

Typische Ordnung im Ontogenetischen verstehen wir mit ganz anderen, teilweise mit rein „vitalen" Mitteln, und am Schlusse mag noch darauf hingewiesen sein, dass ich für die Tubulariahydranthen zeigen konnte, wie zwar ihr Quantum und ihre Entstehungsgeschwindigkeit in ziemlich einfacher Weise von anderen Quanten abhängt, wie aber Ordnung innerhalb des quantitativ Verständlichen hier nur bei Annahme regulierbarer Distanzwirkungen zu begreifen ist (35).

Anhang: Das zur Entwickelung notwendige Keimesminimum.

Anhangsweise soll hier eine Frage berührt werden, die vielleicht auch bei den „Mitteln" der Ontogenese hätte abgehandelt werden können, die Frage nach dem kleinsten Bruchteil von Keimessubstanz, der noch Entwickelung ermöglicht.

Uns scheint hier nicht eigentlich ein analytisches Problem vorzuliegen, sondern vielmehr ein Kollektivproblem, und die auf die Frage gegebenen Antworten dürften in jedem Falle andere Faktoren zur Grundlage haben. Wir wissen in keinem Falle auch nur annähernd, an welchen Umständen der Ausfall der Untersuchung lag, nur eben, dass es nicht immer dieselben seien, können wir vermuten.

Von Loeb (9) ging diese Fragestellung aus; er fand, dass Bruchteile des befruchteten Echinodermeneies mindestens $^1/_8$ vom Gesamteivolum betragen müssen, um einen Pluteus zu ergeben (vergl. hierzu pag. 822); Boveri (3) erzielte dagegen aus vor der Befruchtung geschüttelten Eiern Plutei noch aus Stücken von nur $^1/_{20}$ derselben; nach Morgan (6) gastrulieren noch Stücke, die nur $^1/_{40}$—$^1/_{50}$ betragen.

Ob in den Versuchsordnungen der beiden letztgenannten Forscher nicht Austritt osmotischer Stoffe aus dem Zellinnern und daraus resul-

tierende scheinbare Verkleinerung das Resultat getrübt habe, möchten wir dahingestellt sein lassen (vergl. pag. 828).

Nach Lillie (2) beträgt das Minimum eines sich noch vervollständigen könnenden Stentorstückes $^1/_{27}$ des Volums eines normalen Stentors, und nach F. Peebles (1) ist eine Kugel von $^1/_6$ mm Durchmesser das kleinste Stück einer Hydra, welches noch Regeneration (aber auch nur Bildung von Hypostom und einem Tentakel) ermöglicht.

In theoretischer Hinsicht vergleiche man hier Nussbaum, Loeb und G. Pfeffer.

Die Frage hat sicherlich eine Bedeutung, nur wissen wir nicht, welche. Äquipotentielle Systeme lagen in allen untersuchten Fällen vor; an Entnahme von etwas Spezifischem, spezifisch Lokalisiertem kann also der Ausfall der Untersuchung nicht gelegen haben.

IX. Die Selbstdifferenzierung von Keimesteilen.

1. Historisches.

Das Wort „Selbstdifferenzierung“ und sein Gegenstück, der Ausdruck „abhängige Differenzierung“ stammen von Roux. Es wurde erfunden zu dem Zwecke, für die Ansichten des genannten Forschers über die ersten tierischen Entwickelungsvorgänge eine kurze und prägnante Ausdrucksweise zu ermöglichen.

Seither ist das Wort „Selbstdifferenzierung“ oft angewandt worden, freilich nicht immer mit Kritik, woraus denn wiederholt grosse Verwirrung erwachsen ist. Damit ist schon gesagt, dass der Begriff „Selbstdifferenzierung“ ein nicht ohne weiteres klarer, ein schwieriger Begriff sei: sonst könnten wohl nicht Meinungsverschiedenheiten in seiner Anwendungsweise bestehen.

Nach Roux soll von Selbstdifferenzierung eines beliebigen Keimteiles geredet werden, wenn die Faktoren, welche das nach Ort, Zeit und Qualität Typische der aus ihr hervorgehenden Differenzierung bestimmen, in ihm selbst gelegen sind. Im Besonderen nannte Roux (12) die ersten Entwickelungsvorgänge der Blastomeren des Froscheies deshalb Selbstdifferenzierungsvorgänge, weil in jeder solchen Blastomeren der zureichende Grund für alles typische aus ihr zunächst Hervorgehende gelegen sei; in diesem Sinne sollte die Entwickelung, in ihren ersten Stadien wenigstens, „Mosaikarbeit“ sein.

Jene Ansicht, dass die Entwickelung der ersten Stadien auf „Selbstdifferenzierung“ der Blastomeren in diesem Sinne beruhe, ist nun mit Sicherheit falsch, nicht nur für viele andere Fälle (Echinodermen, Fisch, Amphioxus etc.), sondern gerade auch für das Froschei, ja es ist

im höchsten Grade zweifelhaft, ob sie überhaupt in irgend einem Falle richtig sei.

Halten wir uns zunächst an das Froschei: Hier hängt das „Typische" der aus einer der zwei ersten Blastomeren hervorgehenden Differenzierungen von der Anordnung der Substanzen der Blastomere ab: durch Lageveränderung kann man diese Anordnung ändern und ändert damit auch jenes „Typische" (Halb- oder Ganzbildung). (O. Hertwig [6], O. Schultze [2], Morgan [7].) Man sieht also, dass ganz und gar nicht der zureichende Grund für die Gestaltung dieses Typischen (als Ganzes genommen) in einer Blastomere liegt: es liegt ganz wesentlich mit in den äusseren Faktoren, welche der Blastomere Form und Orientierung aufzwingen.

Für die Eier fast aller anderen Formen gilt das Gesagte in weit höherem Grade.

Will man in allen diesen Fällen für das „absolut-normale" Geschehen von Selbstdifferenzierung reden, in dem Sinne, dass eben hier aus dieser Blastomere Dieses, aus jener Jenes allemal hervorginge, so mag man das ja thun, aber das Wort Selbstdifferenzierung verliert damit jeden tieferen Sinn, es wird ein rein descriptiver Begriff, wie die Begriffe „Faltung", „Abschnürung" u. dergl. es sind, und wie es auch der Begriff „organbildende Keimbezirke" (His) wird, wenn er nur besagen soll, dass im absolut-normalen Geschehen bestimmte Organteile auf bestimmte Keimesteile zurückführbar seien.

Als „gesetzlich-normales" Prinzip giebt es keine „organbildende Keimbezirke", keine Selbstdifferenzierung von Blastomeren.

Auch die an Ctenophoren und Mollusken gewonnenen Resultate erlauben nicht den Begriff in tieferem Sinne zu halten, ganz abgesehen davon, dass er ja durch die Resultate an jenen zahlreichen anderen Formen doch jede allgemeine Bedeutung verloren hätte. Aus mangelnder, oder in ihren Äusserungsbedingungen nur noch unbekannter Regulationsfähigkeit glaubten wir hier (pag. 731) mit grosser Wahrscheinlichkeit die ermittelten Fakten grösstenteils erklären zu können, und wenn etwa solche Verhältnisse vorliegen, wie die Lieferung des Mesenchyms bei Ilyanassa seitens der Zelle, welche gewisse „Dottersubstanz" erhält, so mag hier ja freilich von „Selbstdifferenzierung" geredet werden, man vergesse aber nicht, dass äusserst wenig damit gewonnen ist: man sagt nämlich gar keine kausale Beziehung damit aus, und gewinnt jedenfalls mehr, wenn man, anstatt das „Selbst" des Differenzierens zu betonen, vielmehr den Nachdruck darauf legt, dass eben ein spezifischer Zellbestandteil es zu dem Typischen mache, was es ist.

2. Begriffliches.

Doch sehen wir uns nun den Begriff der „Selbstdifferenzierung“ logisch etwas näher in unbefangener Weise an.

Da entdecken wir denn als Erstes, dass er eigentlich gar nichts Positives aussage, sondern etwas Negatives. Er sagt aus, dass Etwas von etwas Anderem nicht abhänge, dass hier oder dort y nicht $= f(x)$ sei.

Hieraus geht aber ohne Weiteres hervor, dass es überhaupt nur einen Sinn hat, ihn anzuwenden mit einem Zusatz, wenn man nämlich ausdrücklich betonen will, dass eine gewisse Differenzierung von gewissen, ganz bestimmten Faktoren nicht abhänge.

Jede Veränderung, jede Differenzierung hat eine Ursache, in dem von uns definierten Sinne (pag. 777); „absolute Selbstdifferenzierung kann es gar nicht geben“; das sah Roux selbst ein und fügte einmal hinzu „alle Selbstdifferenzierung ist durch Auslösung veranlasst“, ohne freilich zu merken, dass er dabei seinen Begriff zu einem blos deskriptiven, wie oben gezeigt, herabdrückte.

Wenn wir aber nun die Verwendung des Wortes Selbstdifferenzierung ausdrücklich nur mit Hinzusetzung dessen, „von dem spezifische Differenzierung im gegebenen Falle nicht abhängt“, gestatten, so heben wir den Begriff wieder zu einem wahrhaft analytischen empor; aber ohne diesen ausdrücklichen Zusatz ist er das in keinem Falle.

Der Begriff der Selbstdifferenzierung in unserem ihm jetzt erteilten Sinne kann nun auf verschiedene Fragen angewendet werden, erweist sich aber als wirklich nützlich, das heisst fruchtbar, nur in gewissen Fällen.

Man kann ihn auf das Ganze der Entwickelung anwenden: kann sagen „die Entwickelung“ z. B. des Froscheies zum Frosch sei Selbstdifferenzierung in Bezug auf Faktoren der Aussenwelt, da das Spezifische dieser Entwickelung als eines Ganzen von eben diesen Faktoren nicht abhänge, da sich unter ganz gleichen äusseren Umständen aus einem Froschei ein Frosch, aus einem Wurmei ein Wurm entwickelt.

Für den Ausdruck dieser allgemein bekannten Thatsache wäre aber die Verwendung eines besonderen terminus technicus überflüssig, wenn nicht gar irreleitende Pedanterie.

Anders, wenn das Wort „Selbstdifferenzierung“ auf einen irgendwie gekennzeichneten Teil des sich entwickelnden Keimes angewendet wird, dann wird etwas wirklich Bedeutsames ausgesagt mit dem Satze, dass zur typischen Örtlichkeit, Zeitlichkeit und Qualität der Differenzierung eben dieses Teiles ein oder mehrere notwendige Faktoren in einem anderem Teile desselben Keimes jedenfalls nicht gelegen seien.

Es kann aber nicht genug hervorgehoben werden, dass jedesmal angegeben werden muss, von welchem anderen Teil Abhängigkeit nicht statthat; ohne solchen Zusatz zu sagen: „die Entwickelung dieses Teiles ist Selbstdifferenzierung" besagt gar nichts von irgend welchem Wert und kann nur dazu dienen, dasjenige zu verschleiern, was wir denn doch eigentlich wissen wollen, nämlich wovon Abhängigkeit irgend einer typischen Differenzierung statthabe. Zumal gilt das, wenn die in Betracht gezogenen Teile womöglich noch recht zusammengesetzte Gebilde sind.

3. Sachliches.

Gehen wir nun dazu über zu schildern, was wir über den Grad der Selbstdifferenzierung embryonaler Teile, d. h. über den Grad der Abhängigkeit desselben von einander wissen.

Roux' Versuche an der Froschblastomere lehren zwar, wie gesagt, nicht, dass das Spezifische dessen, was aus ihr wird, von keinem äusseren Faktor abhänge; in diesem Sinne, mit diesem Zusatz, ist die Entwickelung der Froschblastomere nicht Selbstdifferenzierung; sie ist aber Selbstdifferenzierung in Hinsicht des Entwickeltseins oder Nichtentwickeltseins der Gegenblastomere, d. h. das Spezifische, was aus einer Blastomere wird, hängt (bis zu einem gewissen Grade jedenfalls) nicht davon ab, ob oder wie weit die Gegenblastomere entwickelt sei, und Solches mag wohl ganz allgemein gelten.

Leider sagt es uns eben, wie alle Selbstdifferenzierungsermittelungen, nichts Positives, also gerade nicht das, was wir wissen wollen, aber wir gewinnen immerhin aus diesem einen Resultat schon einen in gewissem Sinne bedeutungsvollen Befund, nämlich diesen:

Es steht nicht jeder sich entwickelnde Teil eines Organismus hinsichtlich seiner spezifischen Differenzierung wie auch hinsichtlich seiner Differenzierung überhaupt von jedem anderen in Abhängigkeit.

Die morphogene Korrelation im Keim ist beschränkt.

Entsprechendes in verschiedenem Grade lehren nun, immer zwar nur Negatives aussagend, auch alle anderen hier vorliegenden Befunde.

Ich fand, dass bei Echiniden das Ektoderm sich ohne Anwesenheit des Entoderms, also von ihm nicht abhängig, ausgestalte (12, 21).

An diesem Fall lässt sich die relative Wertlosigkeit aller Aussagen über Selbstdifferenzierung gut illustrieren, denn bezüglich der Ausgestaltung eben dieses Ektoderms (inkl. Mesenchym) kennen wir gerade verschiedene positive Abhängigkeiten, teils richtender (pag. 784), teils formativer (pag. 789) Art, teils als Distanzeffekte (pag. 812 ff.) geschehend,

und diese Aussagen sind wohl entschieden bedeutungsvoller als die erkannte Nichtabhängigkeit seiner Ausgestaltung vom Entoderm.

Nicht was nicht statthat, sondern was statthat, wollen wir wissen.

Die Transplantationsversuche von Born (4), Joest, Wetzel (1, 3) und Harrison haben uns eine grosse Reihe von Nichtabhängigkeitsverhältnissen der Teile des Organismus von einander kennen gelehrt, namentlich haben sie auch gezeigt, dass vorhandene artlich verschiedene Teile sich nicht in ihrer Spezifität beeinflussen.

Im übrigen wäre es auch hier besser gewesen, wir hätten an Stelle der vielen Nichtabhängigkeiten etwas mehr über die sicherlich sehr zahlreich vorhandenen Abhängigkeiten erfahren, als es der Fall gewesen ist, und gerade mit Rücksicht auf dieses Positive, zumal mit Hinsicht auf Richtungsreize, sollten künftige Untersucher dieses Feld bearbeiten.

Das wenige, was über Richtungsreize problematisch ermittelt ist, ist oben gesagt, es ist dürftig genug (pag. 785); hinsichtlich des eventuell „gerichteten" Auswachsens von Nerven aus dem vorderen Teil eines Propfobjekts in den hinteren lägen hier gewiss genug lösbare Probleme vor.

Ein allgemein orientierender und eventuell zu Heteromorphosen Veranlassung gebender Einfluss verkehrt zusammengewachsener Stücke auf einander konnte von Morgan (14) und Joest am Regenwurm leider nicht aufgefunden werden[1]); die Angabe von Wetzel (3), dass Hydra im Bedürfnisfalle am Kopfpol gelegentlich eine Fussplatte bilde, scheint mir der Nachuntersuchung bedürftig, und der Befund Harrisons bezüglich einer eventuellen Umorientierung der Muskeln am verkehrt angeheilten Kaulquappenschwanz wird von ihm selbst als nicht eindeutig bezeichnet. Beide Fälle gehen uns hier als eventuelle „sekundäre Regulationen" eigentlich nichts an und gehören zudem auch gar nicht in dieses Kapitel, immerhin mochten sie erwähnt sein, um zu zeigen, dass Verwachsungsversuche doch wohl auch einmal andere als nur negative Aussagen zu machen gestatten dürften.

In etwas bestimmterer Weise äussern sich über gewisse Nichtabhängigkeiten die folgenden Forscher: Tornier (2) fand, dass Exstipation der Ovarien des Frosches seine regenerativen Potenzen nicht aufhebt, Loeb (15) konstatierte, dass Axolotl mit durchschnittenenem Rückenmark sich auch im hinteren Abschnitt verwandeln wie sonst, und Schaper fand, dass an Amphibienlarven die Differenzierungsvorgänge auch nach Exstirpation der Anlage des Centralnervensystems ungestört weitergehen.

[1]) Neuerdings aber von A. P. Hazen (Anat. Anz. 16. 1899. pag. 536); über Entstehung von Heteromorphosen am Regenwurm bei einfacher Regeneration vergleiche Morgan (17); eine nähere Diskussion dieser Fakten überschreitet unser Thema.



Das Centralnervensystem ist somit nicht ein „Centrum“ in Hinsicht der Differenzierungsvorgänge.

Aus dem ganzen Bereich der morphologischen und medizinischen Litteratur liesse sich natürlich die Zahl der Fälle von Nichtabhängigkeiten bei Differenzierungsvorgängen beliebig vermehren: das mag jeder nach Belieben selbst thun.

Aus der Reihe der mehr direkt und bewusst auf allgemeine Ermittelungen gerichteten Arbeiten mag hier nur nochmals jener von Herbst (8) eruierte Befund namhaft gemacht werden, dass nach Unterdrückung der Darmbildung bei Asterias (durch Zusatz von Rhodankalium zum Meerwasser) doch seine Mesenchymbildung normal, aber an abnormem Ort vor sich geht; hier ist also der völlige Ablauf eines Elementarprozesses zur Inscenierung des nächstfolgenden nicht nötig gewesen; freilich war durch das Rhodankalium (ebenso wie bei Sphärechinus durch Natrium butyricum) nur das Auswachsen des Urdarms gehemmt worden, seine Zellenanlage war in Form einer Blastodermplatte vorhanden. —

In ziemlich weitem Umfange ist also die morphogene Korrelation des Organismus beschränkt; es besteht nicht eine unbestimmte Beziehung aller Teile zu einander, sondern eine bestimmte, typisch geregelte bestimmter Teile, wie das in dem Abschnitt von den Ursachen der Ontogenese dargelegt ist.

Freilich ist dieser Satz wohl etwas einzuschränken: er gilt nur von der auf Grund der primären Potenzen geschehenden Ausgestaltung: alles sekundär-regulatorische Geschehen, Regenerationen und Umdifferenzierungen (pag. 774 ff.), wo sie vorkommen, schränken die „Selbstdifferenzierung“ der Teile des Organismus, ihre typisch geregelte Nichtabhängigkeit von einander erheblich ein. Hier tritt an Stelle der typisch-beschränkten Korrelation wohl in vielen Fällen eine atypisch-unbeschränkte.

Alles hier Gesagte hängt eng mit dem zusammen, was früher über die Verteilung der Potenzen im Keimganzen gesagt ist: den primären Potenzen nach waren die einzelnen cellulären Elementarorgane äquipotentiell, aber typisch beschränkt, den sekundären nach verhielt sich das Keimganze bald äquipotentiell (bei Umdifferenzierungen), bald harmonisch-inäquipotentiell (pag. 775). Eben darin, dass im ersten Fall auf das „Einzelne“, im zweiten auf das Ganze „Bezug“ genommen ist, zeigte sich schon, dass dort eine Beschränkung, hier Unbeschränktheit vorliegt, während der Ausdruck „äquipotentiell“ hinsichtlich der primären Potenzen freilich auch wieder besagt, dass keine absolute Beschränkung, sondern beschränkte Korrelation vorliege. —

Dass aufeinander gepropfte Organismenteile funktionell eine Ein-

heit bilden, haben alle Untersucher gezeigt; teilweise wenigstens ist das eine Folge sekundärer Regulationsvorgänge, nämlich der organischen (teilweise durch Richtungsreize erfolgenden?) Vereinigungen der Konstituenten, teilweise wohl aber auch ein Ausfluss primären Korrelationsgeschehens, das nur noch nicht im Einzelnen eruiert wurde. Sprachen wir doch oben schon die Vermutung aus, es möchten durchaus „normale" (nicht „sekundäre") Beeinflussungen der beiden Konstituenten eines Pfropfobjekts, z. B. hinsichtlich des gerichteten Nervenauswachsens von einem in den anderen, vorliegen.

Meines Erachtens hat man bei allen bisher ausgeführten „Verwachsungsversuchen" den Fehler begangen, Änderungen der Spezifität der Differenzierungsprodukte zu erwarten, eben deshalb führte man sie gern mit zwei differenten Arten aus; weil man solche nicht fand[1], was bei dem „Auslösungs"-Charakter fast allen ontogenetischen Differenzierungsgeschehens, wie ich denke, ganz erklärlich war, suchte man nun gar nicht, was man wohl hätte in reicherem Masse finden können, nämlich typisch geregelte Abhängigkeiten (namentlich richtender Art) im Diffenzierungsgeschehen selbst. Man begnügte sich zu konstatieren; dass solche Abhängigkeit in allgemeiner ungeregelter Weise nicht vorliege, ohne zu sehen, dass damit nur ein Negatives und dieses dazu noch im Gegensatz zu den Ermittelungen von Tornier, Loeb und Schaper, in unanalysierter Form ausgesprochen sei. —

Mit der Bemerkung, dass die Degenerationsergebnisse nach centraler Trennung (cf. pag. 792) darauf hinweisen, dem Centralnervensystem wennschon keine formbildende, so doch eine formerhaltende Rolle zuzuschreiben und in diesem Sinne doch ein Organisationscentrum gewissen Grades in ihm zu sehen, mag dieses grösstenteils von Negativem handelnde Kapitel beschlossen werden.

Ein positiver Gewinn lässt sich diesem Abschnitt nur in Hinsicht einer Gesamtkennzeichnung der Ontogenese entnehmen, zu welcher wir uns am Schlusse unserer Darlegungen jetzt kurz wenden wollen.

X. Das Ganze der Ontogenese.

Nur in gedrängter Kürze soll hier eine allgemeine Charakteristik der Ontogenese entwickelt werden.

Knüpfen wir an zuletzt Erörtertes an, so lehrt die Thatsache, dass bei nicht durchgängiger Abhängigkeit der Differenzierungsphänomene von

[1]) Auf gewisse von botanischer Seite neuerdings behauptete positive Fälle soll hier nicht eingegangen werden.

einander doch ein einheitlicher erwachsener Organismus resultiert, uns eine Art von ontogenetischer Harmonie kennen, welche Kompositionsharmonie von mir genannt worden ist (Driesch [19]).

Die Existenz dieser Harmonie ist nicht etwa eine Hypothese oder Fiktion, sondern eine in der „relativen Selbstdifferenzierung“ der Embryonalteile ohne weiteres begründete Thatsache: das Wort Kompositionsharmonie ist nur ein anderer Ausdruck für das Faktum, dass trotz relativer Selbstdifferenzierung etwas Einheitliches erreicht wird.

Ich betone diezes besonders stark, weil meine Harmoniebegriffe insgesamt missverständlichen Auffassungen zugänglich gewesen sind.

Ein besonders instruktives Beispiel von Kompositionsharmonie bietet die Entwickelung des Echinidendarms; Mund und Darm stehen hier im Verhältnis relativer Selbstdifferenzierung zu einander, trotzdem entsteht ein einheitliches Intestinalsystem.

Dass auch rein physikalische Verhältnisse im Dienste der Kompositionsharmonie stehen können, sahen wir wiederholt ein (pag. 744 u. 762 ff.).

Die Kompositionsharmonie selbst ist mit dem entwickelungsfähigen Ei als gegeben hinzunehmen; im einzelnen zu analysieren, wie sie hier gegeben ist, ist zur Zeit unmöglich. —

Aber nicht nur der Form nach, sondern auch funktionell ist der vom Ei gelieferte erwachsene Organismus ein einheitliches Ganzes; man erwäge z. B., wie am Intestinalsystem der Säuger alle Funktionen der Teile ineinander greifen. Die Spezifität der von der Ontogenese gelieferten einzelnen Produkte steht also im Verhältnis einer Funktionalharmonie unter einander.

Auch dieses Wort ist Ausdruck für eine Thatsache, die Vorbedingungen zum Erfülltwerden derselben sind ebenfalls im Ei gegeben. —

Jede einzelne ontogenetische Differenzierung ist Effekt einer Ursache, Begriffe, die oben genügend definiert sind. Damit eine Ursache einen Effekt habe, muss etwas da sein, was gerade ihr als Ursache mit einer Reaktion entsprechen kann. Dieses Verhältnis führt uns zur Entdeckung einer besonders wichtigen Harmonieart im ontogenetischen Getriebe, nämlich einer Kausalharmonie, einer Harmonie zwischen Ursachen und Ursachsaufnehmern.

Auch für die Thatsache der durchgängigen Kausalharmonie sind im Ei alle Vorbedingungen gegeben.

Die Kausalharmonie ist durchgängig; sie ist „Harmonie“, insofern eben mittelst ihrer der typische ontogenetische Ablauf möglich ist.

Welcher Art die differenzierenden Ursachen im einzelnen Falle sind, ist ganz gleichgültig, und es sei nur erwähnt, dass auch unsere vitalen Distanzagentien erfolglos sein würden, wenn es nicht in der prospektiven

Potenz der von ihnen betroffenen äquipotentiellen Systeme begründet läge, eben diese Distanzagentien aufnehmen und auf sie reagieren zu können. Das „Wie“ des Reagierens steht dann wieder unter dem Gesichtspunkt der Kompositionsharmonie. —

Wir sahen, wie die Ontogenese von ganz wenigen Mannigfaltigkeiten ausgeht, welche in typischer Beschränkung aufeinander wirken. Sind durch diese Wirkungen neue Mannigfaltigkeiten geschaffen, so ist mit jedem Effekt auch wieder eine neue Ursache, oder besser vielleicht ein neuer Ursachsort gegeben, der nun wieder, sei es mit spezifisch-vitalen oder mit anderen Mitteln, wirken kann. Jede typische Differenzierung ist also Effekt und Ursache zugleich, als Ursache steht sie prospektiv im Verhältnis der Kausalharmonie mit anderem, als Effekt ist sie retrospektiv der Kausalharmonie sichtbarer Ausfluss. —

Die drei Harmoniearten der Ontogenese, die Kompositionsharmonie, die Funktionalharmonie und die Kausalharmonie, machen zusammen die statisch-teleologische Charakteristik der Ontogenese aus, statisch, weil sie im Ei als „gegeben“ hingenommen wird, teleologisch, weil sie nur unter dem Gesichtspunkt des Zieles einzusehen ist.

„Teleologie“ ist ein sehr weiter Begriff, eine allgemeine Beurteilungsmaxime; sie sagt über das „Wie“ des Einzelgeschehens gar nichts aus, entscheidet die Alternative „Vitalismus“ oder „Nichtvitalismus“ nicht.

Mit dem Worte „statisch-teleologisch“ ist aber ausdrücklich gesagt, dass das so gekennzeichnete Teleologische hinsichtlich seiner „vitalistischen“ oder „nichtvitalistischen“ Natur gar nicht geprüft werden solle, und für die Entwickelungsphysiologie im engeren Sinne ist das in den drei Harmonien gegebene Teleologische in der That eine hinzunehmende Grösse, vielleicht ein Effekt von irgend etwas, aber ein Effekt, nach dessen Entstehen sie nicht fragt.

Dynamisch-teleologisch, „vitalistisch“, ist nun aber der ontogenetische Ablauf in seinen Einzelgeschehnissen gekennzeichnet, zumal soweit, und gerade weil, sie Regulationen einschliessen. Für einen Fall, für die Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme, konnte es direkt bewiesen werden, dass spezifisch-vitales Elementengeschehen vorläge, für andere Fälle war es zum mindesten wahrscheinlich, und hätten wir die sekundären Regulationen näher diskutiert, so wäre es wohl noch wahrscheinlicher geworden. Für eine Diskussion dessen, was die Einführung einer spezifisch-vitalen Gesetzlichkeitsart nun eigentlich bedeute, ist hier nicht der Ort; nur dass sie keine neue „Energieart“, und dass sie nicht eine „Causa finalis“ im alten Sinne bedeute, mag hier, um groben Missverständnissen entgegenzutreten, bemerkt sein (vergl. Driesch [34]).

Statisch-teleologisch als Ganzes, dynamisch-teleologisch im Einzelnen ist also die Ontogenese gekennzeichnet.

Für die Entwickelungsphysiologie genügt das.

Treten wir einen Schritt aus ihr heraus, so dürfte es vielleicht gelingen, das statisch Teleologische als Effekt dynamisch-teleologischer Vorgänge nachzuweisen, oder wenigstens die Perspektive solchen Nachweises der Zukunft zu eröffnen.

Auch die Eibildung ist ein Effekt, ein Effekt, dessen Geschehen das einschliesst, was man Vererbung nennt, und auf dem das Cyklische alles Lebensgeschehens beruht.

Der Körper bildet „seinen Ausgangspunkt wieder" (Goette [2]), darauf reduziert sich in der That die Vererbungsthatsache; dass nach Bildung eben dieses Ausgangspunktes unter gleichen Bedingungen nun auch dasselbe geschieht, was vom vorigen Ausgangspunkt ausgehend geschah, das ist nichts besonders Neues. Das ist in dem Worte „sein Ausgangspunkt" implicite schon eingeschlossen.

Als Vererbungs „Problem" erscheint also das Problem der Eibildung, und letztere möchte denn sehr wohl der Ausfluss vitalistischer Kausalität sein, womit die gewünschte Überführung statisch-teleologischer Charakteristik in dynamisch-teleologische geleistet wäre. —

Im Eibildungsproblem ist auch Alles inbegriffen enthalten, was speziell als Kennzeichen des sogenannten Vererbungsproblems angesehen wird, im besonderen die Probleme der spontanen und der durch Übertragung von individuel Erworbenem geschehenden Umwandlung. Über das so viel diskutierte und immer noch gleich weit von seiner Lösung entfernte Problem der „Vererbung erworbener Eigenschaften" sei nur dieses gesagt, dass eine Vererbung von Verletzungen höchstwahrscheinlich nicht vorkommt, dass aber, unserer Meinung nach, eine Vererbung solcher individuell erworbener Eigenschaften, welche Lebensreaktionen auf äussere Reize darstellen, wenn auch vielleicht erst nach Generationen langem Einwirken solcher Reize, sich doch wohl noch einmal erweisen lassen wird, wofern nicht alle unsere Vorstellungen von einer Deszendenz der Organismen falsch sind.

Doch wir wollten nur einen zu exakten Forschungen anregenden Ausblick gewähren und nicht den Rahmen unser entwickelungsphysiologischen Betrachtungen überschreiten. —

XI. Von der analytisch-synthetischen Methodik.

Es wäre nicht nötig gewesen, die folgenden Zeilen zu schreiben, wenn in biologischen Kreisen so, wie unter den Physikern, Klarheit über

die Prinzipien wissenschaftlichen Vorgehens allgemein verbreitet wäre. Solches ist aber nicht der Fall.

Wem aber dieses Urteil zu hart dünkt, der sei nur an das eine Unglaubliche erinnert, dass rein analytische Ausführungen, wie sie ähnlich hier vorstehend gepflogen wurden, als „metaphysisch" bezeichnet werden konnten. Mit ganz demselben Rechte könnte die Formulierung des Brechungsgesetzes in der Optik als metaphysisch bezeichnet werden.

„Metaphysik" bedeutet die Stabilierung eines Begriffs des „Seins", welcher etwas anderes als „in meinen Bewusstsein sein" bedeuten soll, und das Aussagen über solches „Sein". Das sei allen Kritikern hiermit gesagt. —

Die in unserer Darlegung befolgte Begriffsmethode bestand einmal in einer Zerlegung der beobachteten Geschehnisse in Geschehenselemente und in der Schaffung von Begriffen für diese Elemente; zum anderen bestand sie in der Bildung von Kunstbegriffen durch Zusammensetzung der Elementarbegriffe.

Der erste Teil dieser Methode ist analytisch, er schafft analytische Hülfsbegriffe, der zweite ist synthetisch, er schafft synthetische Kunstbegriffe.

Analytische Hülfsbegriffe sind die Begriffe des Elementarprozesses, der prospektiven Potenz, des formativen Reizes u. s. w.

Synthetische Kunstbegriffe sind die des äquipotentiellen Systems, der Antwortsreaktion, der Kausalharmonie und andere.

„Naturgesetze" sind Relationen zwischen Kunstbegriffen.

So geht auch die theoretische Physik, zumal neuerlich im Anschluss an Ostwald und Mach, vor.

Synthetische Kunstbegriffe haben das Kennzeichen der Allgemeinheit; mit ihrer Hülfe geschaffene Naturgesetze das Kennzeichen der Allgemeingültigkeit.

Es giebt auch andere Allgemeinbegriffe als synthetische Kunstbegriffe, wie „die Befruchtung", „die Reifung", die „funktionelle Anpassung" u. a., das sind Kollektivbegriffe; sie sind zur Schaffung von Naturgesetzen ungeeignet und können nur zur Schaffung von Regeln dienen.

Diese Dinge dürfen hier nicht weiter erörtet werden; was über sie gesagt ist, genügt, um zu zeigen, dass wir in unserer Darstellung ganz anders vorgingen, als es sonst bei Behandlung von biologischen Problemen geschah.

Alle sonst über Entwickelung theoretisch schreibenden Forscher, wie Nägeli, Weismann, de Vries, z. T. auch Roux, gehen von Fiktiv-

begriffen aus und konstruieren mit diesen ein Bild für das Geschehen, oft genug Probleme damit verschleiernd [1]).

Wir wollen nur für das Geschehen einen knappen Wortausdruck haben; für Dinge wie „Idioplasma“, „Reserveplasson“, „Aktivierung von Plasson“, „Determinanten“ etc. ist bei uns gar kein Platz. Wir brauchen so etwas nicht; wir brauchen auch nicht die von mir einmal ersonnene Kernfermentfiktion (19). Ja, man wird vielleicht verwundert bemerkt haben, dass wir auch die Worte Epigenesis und Evolution nicht „gebraucht“ haben.

Wir gehen aus von dem, was bezüglich synthetischer Kunstbegriffe wirklich realisiert ist. So sind z. B. unsere „äquipotentiellen Systeme“ wirklich realisiert; es giebt sie. Und so sind auch Differenzierungen harmonisch-äquiqotentieller Systeme bei Ausschluss äusserer Faktoren wirklich realisiert; es giebt auch sie.

Unser Differenzierungsgesetz für äquipotentielle Systeme ist somit eine Formulierung, ein knapper Ausdruck für wirkliches Geschehen, mag es mit Hülfe der Einführung von Distanzagentien ausgesprochen sein oder nicht. Es ist hypothesenfrei in jedem Falle; es sagt aus über etwas, was es wirklich giebt.

Was es aber wirklich in Hinsicht des Allgemeinen giebt, davon hat die auf das Allgemeine gerichtete Wissenschaft auszugehen. Nicht aber hat sie auszugehen von Fällen, in denen sie im Speziellen weiss, dass es ein Spezielles hier nicht giebt, aber nicht weiss, was es dann in Hinsicht des Allgemeinen gebe.

Den letzt' genannten Fehler begehen alle, welche vom Befunde eines bloss Negativen (s. o. pag. 836), der „Selbstdifferenzierung“, ausgehend, allgemeine Aussagen machen wollen, und doppelt arg wird der Fehler, wenn der Befund dieses Negativen wohl gar nur deskriptiv gemacht war.

Ebenso wenig aber, wie es die allgemeine Thatsache der Lichtbrechung aufhebt, dass eine dicke Eisenplatte das Licht nicht nur nicht bricht, sondern nicht einmal durchlässt, ebenso wenig wird die Thatsache der Existenz harmonisch-äquipotentieller Systeme in der Entwickelung der Echiniden und der Tubularia aufgehoben durch den Nachweis, dass der abgefurchte Ctenophorenkeim kein äquipotentielles System ist.

[1]) Ein gutes Beispiel solcher Verschleierung sind die Rouxschen „Nebenplasmen“ und deren „Aktivierung“, angewandt auf meine Druckversuche und ähnliches, überhaupt auf harmonisch-äquipotentielle Systeme. Gewiss, das geht logisch an; es sagt eben mit anderen Worten noch einmal, was beobachtet ward. Aber es verdeckt mit seinem Zuviel geradezu das grosse Problem der Lokalisation des Geschehens; ein Problem, das doch auch bei Verwendung der Rouxschen Worte bestehen bleibt, wie sonst; denn warum wird nun gerade hier gerade dieses der unbegrenzt zahlreichen „Nebenplasmen“ aktiviert?

Der Begriff des harmonisch-äquipotentiellen Systems und seiner Differenzierung ist **realisiert**, er ist ein **positiver**, für Konstruktion von Naturgesetzten **geeigneter** Begriff.

Deshalb hat vom Begriff des harmonisch-äquipotentiellen Systems die Erforschung morphogenetischer Allgemeingesetzlichkeiten auszugehen.

Definitionen einiger wichtiger allgemeiner Begriffe.

II.

Die Reifungserscheinungen.

Von

V. Häcker, Freiburg i. Br.

Mit 24 Figuren im Text.

Litteratur.

(Die mit einem * bezeichneten Arbeiten waren mir unzugänglich.)

1897.

1. Andrews, Ethan Allen, Some activities of Polar Bodies. Journ. Hopk. Un. Circ. Vol. 17. 1897. Ann. Mag. Nat. Hist. (7.) Vol. 1. 1897.
2. Belajeff, Wl., Einige Streitfragen in den Untersuchungen über die Karyokinese. Ber. d. bot. Ges. Bd. 15. 1897.
3. *Byrnes, E. F., The Maturation and Fertilization of the Eggs of Limax, Science, N. S. V. 5. 1897.
4. Calkins, Gary N., Chromatin-reduction and Tetrad-formation in Pteridophytes, Bull. Torrey Botanical Club. V. 24. 1897.
5. Carnoy, J. B. u. Lebrun, H., La fécondation chez l'ascaris megalocephala. Cell. T. 13. 1897.
6. Cuénot, L., L'épuration nucléaire au début de l'ontogenèse. C. Rend. Ac. Sc. Paris. T. 125. 1897.
7. Erlanger, R. v., u. Lauterborn, R., Über die ersten Entwickelungsvorgänge im Rädertierei. Zool. Anz. 20. Bd. 1897. (Das männliche parthenogenetische Ei von Asplanchna erzeugt im Gegensatz zum weiblichen zwei Richtungskörper.)
8. Fairchild, D. G., Über Kernteilung und Befruchtung bei Basidiobolus ranarum. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 30. 1897. (Cytol. Studien Bonner Bot. Inst.)
9. Francotte, P., Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades, Mém. Couronnés Acad. Roy. Belg. T. 55. 1897.
10. *Giard, Alfr., Sur un point de l'histoire des globules polaires. C. Rend. Soc. Biol. Paris. T. 4. 1897.
11. Godlewsky, E., Über mehrfache bipolare Mitose bei der Spermatogenese von Helix pomatia L. Anz. Akad. Wiss. Krakau 1897.

12. Häcker, V., Die Keimbahn von Cyclops. Neue Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtszellen-Sonderung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49. 1897.
13. Derselbe, Über weitere Übereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen. Die Keim-Mutterzellen. Biol. Centralbl. 17. Bd. 1897.
14. Hertwig, R., Über Karyokinese bei Aktinosphaerium. Sitzungsber. Ges. Morph. u. Phys. München 1897.
15. Ishikawa, C., Studies on Reproductive Elements. III. Die Entwickelung der Pollenkörner von Allium fistulosum L., ein Beitrag zur Chromosomen-Reduktion im Pflanzenreich. Journ. Coll. Sc. Tokyo. Vol. 10. 1897.
16. Iwanzoff, N., Über die physiologische Bedeutung des Prozesses der Eireifung. Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. Nouv. Sér. T. 11. 1897.
17. Juel, H. O., Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von Hemerocallis fulva und die bei denselben auftretenden Unregelmässigkeiten. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 30. 1897. (Cytol. Studien Bonner Bot. Inst.)
18. Klinckowström, A. v., Beiträge zur Kenntnis der Eireifung und Befruchtung bei Prostheceraeus vittatus. Arch. mikr. Anat. Bd. 48. 1897.
19. Körnicke, M., Untersuchungen über die Entstehung und Entwickelung der Sexualorgane von Triticum mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilungen. Inaug.-Diss. Bonn 1897.
20. Lee, A. Bolles, Les cinèses spermatogénétiques chez l'Helix pomatia. Cell. T. 13. 1897.
21. Mac Farland, F. M., Celluläre Studien an Molluskeneiern. Zool. Jahrb. Bd. 10. (Anat.) 1897.
22. Montgomery, G., Preliminary note on the chromatin reduction in the spermatogenesis of Pentatome. Zool. Anz. Bd. 20. 1897.
23. Moore, J. E. S., The facts of Chromosome reduction versus the Postulates of Weismann, Nat. Sc. Vol. 10. 1897.
24. Mottier, D. M., Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 30. 1897. (Cytologische Studien. Bonn.)
25. Derselbe, Über das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 81. 1897.
26. Osterhout, W. J. V., Über Entstehung der karyokinetischen Spindel bei Equisetum. Jahrb. wiss. Bot. 30. Bd. 1897. (Cytologische Studien. Bonner bot. Inst.)
27. Sabaschnikoff, M., Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduktion in der Ovogenese von Ascaris megalocephala bivalens. Bull. Soc. Nat. Moscou 1897.
28. Sargant, E., The Formation of the Sexual Nuclei in Lilium Mortagon. II. Spermatogenese. Ann. Bot. Vol. 11. 1897.
29. *Schaffner, J. H., The Division of the Macrospore Nucleus. The Botan. Gazette. Vol. 23. 1897.
30. Sobotta, J., Die Reifung und Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus. Arch. mikr. Anat. Bd. 50. 1897.
31. Strasburger, E., Über Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 30. 1897. (Cytologische Studien. Bonn.)
32. Derselbe, Kernteilung und Befruchtung bei Fucus. Ebenda.
33. Derselbe, Über Befruchtung. Ebenda.
34. Strasburger, E. u. D. M. Mottier, Über den zweiten Theilungsschritt in Pollenmutterzellen. Bericht bot. Ges. Jahrg 15. 1897.
35. Van der Stricht, O., La formation des deux globules polaires et l'apparation des spermocentres dans l'oeuf de Thysanozoon Brocchi. Arch. Biol. T. 15. 1897.
36. Webber, H. J., The development of the antherozoid of Zamia. Botan. Gazette. V. 24. 1897.

37. Derselbe, Notes on the fecundation of Zamia and the pollen tube apparatus of Gingko. Ebenda.
38. Wheeler, W. M., The maturation, fecundation and early cleavage of Myzostoma glabrum Leuckart. Arch. Biol. Vol. 15. 1897.
39. Zoja, R., Stato attuale degli studi sulla fecondazione. Dissert. Boll. Scientif. Ann. 19. 1897.

1898.

40. Andrews, E. A., Activities of Polar Bodies of Cerebralulus. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 6. H. 2. 1898.
41. Behrens, G., Über Reifung und Befruchtung des Forelleneies. Anat. Hefte. 1. Abt. H. 32. 1898.
42. Belajeff. Wl., Über die Reduktionsteilung des Pflanzenkernes. Bericht d. bot. Ges. Bd. 16. 1898.
43. Eismond, J., Sur la structure des chromosomes. Bibliogr. Anatom. Fasc. 5. 1898.
44. Farmer, J. B., The present position of some cell Problems. Nat. Vol. 58. 1898.
45. Farmer, J. B. u. Williams, J. Ll., Contributions to our knowledge of the Fucaceae: their life-history and cytology. Phil. Trans. R. Soc. London. Ser. B. Vol. 190. 1898.
46. *Foot, Katharina u. Strobell, Ella Church, Further Notes on the egg of Allolobophora foetida. Zool. Bull. Vol. 2. 1898.
47. Francotte, P., Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades. Arch. Zool. Exp. Sér. 13. T. 6. 1898.
48. Gardiner, E. G., The growth of the ovum, formation of the polar-bodies and the fertilization in Polychoerus candatus. J. M. Vol. 15. 1898.
49. Guignard, L., Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. sc. nat. Bot. Sér. 8. T. 5. 1898.
50. Häcker, V., Über vorbereitende Teilungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen. Verh. zool. Ges. 1898.
51. Hartog, M., Reduktionsteilung und die Funktion des Chromatins. Biol. Centralbl. Bd. 18. 1898.
52. Hertwig, R., Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. bayer. Akad. II. Kl. 19. Bd. 1898.
53. Hirasé, S., Études sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba. J. Coll. Sc. Tokyo. V. 12. 1898.
54. Hoyer, H., Über das Verhalten der Kerne bei der Konjug. des Infusors Colpidium colpoda St. Anz. Akad. Wiss. Krakau. Nr. 2. Febr. pag. 58—66. 1898. Arch. mikr. Anat. 54. H. 1.
55. Ikeno, S., Untersuchungen über die Entwickelung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei Cycas revoluta. Jahrb. wiss. Bot. 32. Bd. 1898.
56. Lenssen, Contribution à l'étude du développement et de la maturation des oeufs chez l'Hydatina senta. Zool. Anz. 21. Bd. 1898. (Das männliche parthenogenetische Ei von Hydatina unterscheidet sich von dem weiblichen durch die Anwesenheit eines „Globule sphérique réfringent“ und durch „Couronnes polaires“ an der Richtungsspindel.)
57. Lillie, F. R., Centrosome and sphere in the egg of Unio. Zool. Bull. Boston. Vol. 1. 1898. (Erste Richtungsteilung scheint nach dem heterotypischen Modus zu verlaufen.)
58. *Loukjanow, S. M., Contribution à l'étude de la spermatogénèse chez la souris blanche. Arch. Soc. Biol. Inst. Impér. de Méd. expér. St. Pétersbourg. T. 6. Nr. 3. pag. 285—305. 1898.
59. Montgomery, J. H., The Spermatogenesis in Pentatoma up to the Formation of the Spermatid. Zool. Jahrb. (Anat.) 12. Bd. 1898.
60. Nawaschin, S., Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium Martagon und Fritillaria tenella. Bull. Acad. St. Pétersb. T. 9. 1898.

61. Némec, B., Über die Ausbildung der achromatischen Teilungsfigur im vegetativen und Fortpflanzungsgewebe der höheren Pflanzen. Bot. Centralbl. Bd. 74. 1898.
62. Paulmier, F. C., Chromatin reduction in the Hemiptera. Anat. Anz. Bd. 14. 1898.
63. Rawitz, B., Untersuchungen über Zellteilung. II. Die Teilung der Hodenzellen und die Spermatogenese bei Scyllium canicula. Arch. mikr. Anat. 53. Bd. 1. H. 1898.
64. Stevens, W. C., Über Chromosomenteilung bei der Sporenbildung der Farne. Ber. deutsch. bot. Ges. 1898.
65. Waldeyer, W., Befruchtung und Vererbung. Naturwissensch. Wochenschr. Bd. 13. 1898.
66. Wilson, E. B., Considerations on cell-lineage and ancestral reminiscence. Ann. New-York Acad. Sc. Vol. 11. 1898.

1899 (erste Hälfte).

67. Carnoy, J. B. u. Lebrun, H., La Cytodiérèse de l'oeuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. Les Urodèles. 3. Mém. La Cellule. T. 16. 1899.
68. Coe, Wesley R., The Maturation and Fertilization of the Egg of Cerebratulus. Zool. Jahrb. (Anat.) Bd. 12. 1899. (In der ersten Reifungsspindel 16 Ringchromosomen.)
69. Dangeard, P. A., Théorie de la sexualité. Le Botanistes Poitiers 1899.
70. Fulton, J. Wemyss, On the growth and maturation of the ovarian eggs of Teleostean fishes. 16. Ann. Rep. Fish. Board of Scotland, Aberdeen 1899.
71. Gedoelst, L., Progrès de la biologie cellulaire depuis 1888. C. r. du Congrès bibliographique international. Paris 1899.
72. Grégoire, V., Les cinèses polliniques dans les Liliacées. Bot. Centralbl. 20. Jahrg. 1899.
73. Derselbe, Les cinèses polliniques chez les Liliacées, Cellule. T. 16. 1899.
74. Guignard, L., Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. C. r. Ac. Sc. Paris. T. 128. 1899.
75. Derselbe, Sur la formation du pollen et la réduction chromatique dans le Naias major. C. r. Ac. Sc. Paris. T. 128. 1899.
76. Derselbe, Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le Naias major. Arch. An. micr. T. 2. 1899.
77. Montgomery, J. H., Chromatin Reduction in Hemiptera: a Correction. Zool. Anz. 22. Bd. 1899.
78. Siedlecki, M., Étude cytologique et cycle évolutif d'Adelea ovata Schneider. Ann. Inst. Pasteur. T. 13. Nr. 2. 1899.
79. Van der Stricht, O., Étude de plusieurs anomalies intéressantes lors de la formation des globules polaires. Livre jubilaire dédié à Ch. van Bambeke, Brux. 1899.

Nachtrag.

80. Strasburger, E., Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena 1900.

(Diese Arbeit soll aus den in der 2. Hälfte des Jahres 1899 erschienenen deswegen herausgegriffen und noch kurz erwähnt werden, weil sie ihrerseits eine zusammenfassende Darstellung der Forschungen der letzten Jahre bringt und die Forschung wenigstens auf botanischem Gebiet zu einem Abschluss zu bringen sucht.)

Schon zu wiederholten Malen ist an dieser Stelle über die Fortschritte auf dem Gebiete der Reifungs- und Befruchtungslehre in zusammenfassender Weise berichtet worden, und zwar hat Boveri im ersten Band (1891) über „Befruchtung“, Rückert im dritten (1893) über „Die Chromatin-

reduktion bei der Reifung der Sexualzellen" und Sobotta im fünften (1895) über „Die Reifung und Befruchtung des Wirbeltiereies" referiert. Eine Zusammenstellung der neueren Ergebnisse auf diesem Gebiete würde demnach an die genannten drei Berichte anzuknüpfen und eine kritische Besprechung aller seither erschienenen Publikationen nachzuholen haben.

Bei der ausserordentlich angewachsenen Litteratur und der inzwischen nach verschiedenen Richtungen hin erfolgten Spezialisierung des Arbeitsstoffes gebietet sich indessen von selber eine gewisse Beschränkung und eine gesonderte Behandlung der einzelnen Kapitel. Es soll daher im folgenden zunächst nur auf die Reifungserscheinungen und zwar speziell auf die Frage nach der biologischen Bedeutung derselben eingegangen und dabei in erster Linie auf die Arbeiten aus den Jahren 1897, 1898 und 1899 (erste Hälfte) Rücksicht genommen werden. Eine Beschränkung auf diese letzten Jahre wurde deshalb für möglich und ratsam gehalten, weil gerade in diesem Zeitraum jene Frage von verschiedenen Seiten aufs Neue geprüft und zu ihrer Lösung wichtiges Material beigebracht wurde.

Andere auf die Reifung der Geschlechtsprodukte bezügliche Punkte, so die frühen Stadien der Ovo- und Spermatogenese, das Verhalten der Centralkörper und der achromatischen Figur während der Reifungsteilungen, die Umbildung der Spermatiden zu Spermatozoen, sowie das ganze Gebiet der eigentlichen Befruchtungserscheinungen sollen späteren Besprechungen vorbehalten bleiben.

Geschichtliches über das Problem der Reifungserscheinungen.

Es ist vielleicht von Interesse, sich vor allen Dingen den Gang der Forschung auf dem Gebiete der Reifungserscheinungen in ihren wichtigsten Etappen ins Gedächtnis zurückzurufen.

Die Entdeckung der Richtungskörper des Schneckeneies wird L. G. Carus (1824 oder 1828) zugeschrieben[1]). Einige französische und belgische Forscher, so Dumortier (1837), Pouchet (1838), J. P. van Beneden (1841), haben sie später, bald in der Ein-, bald in der Zweizahl, an den Eiern verschiedener Gastropoden beobachtet, und schon J. P. van Beneden[2])

[1]) Vergl. S. Lovén, Über die Entwickelung der kopflosen Mollusken, Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. Jahrg. 1848. pag. 538, sowie W. Waldeyer, Befruchtung und Vererbung. Naturwissensch. Wochenschr. 13. Bd. 1898. pag. 31. Die betreffende Abbildung findet sich in der ersten Beilage zu der Preisschrift „von den äusseren Lebensbedingungen der weiss- und kaltblütigen Tiere. Leipzig 1824".

[2]) J. P. van Beneden, Recherches sur le développement des Aplysies. Ann. de sc. nat. Sér. 2. T. 15. 1891. pag. 126.

knüpft an ihre Beschreibung die Bemerkung an: „Comment faudrait-il la (cette vésicule, simple ou double) déterminer? Sa constance mérite une attention toute particulière?"

Die erste eigentliche Diskussion über die Bedeutung der betreffenden Gebilde ist im 14. Jahrgang des Wiegmannschen Archivs für Naturgeschichte (1848) niedergelegt. In zwei gleichbetitelten Aufsätzen: „Zur Kenntnis des Furchungsprozesses im Schneckeneie" haben sich Fritz Müller und Rathke eingehender mit dem Gegenstand beschäftigt und zwar hat ersterer mit Rücksicht darauf, dass der Furchungsprozess ohne Ausnahme von der dem Bläschen zugewandten Seite des Dotters ausgeht, für das oder die Bläschen den Namen Richtungsbläschen, vesicula directrix, vorgeschlagen. Dagegen kam Rathke zu der Vorstellung, dass die Müllerschen Richtungsbläschen nur ausgeschiedene Massen „des sehr dicklichen Liquor vitelli" (der Grundsubstanz des Dotters) seien, welche bei Beginn der Durchfurchung des Eies infolge der Zusammendräugung der Formelemente des Dotters und ihrer Gruppierung zu den Furchungskugeln nach aussen hervorgetrieben werden. Der Rathkeschen Auffassung schlossen sich im wesentlichen auch die nächsten Forscher an, so de Quatrefages (dieser nach Untersuchungen an Annelideneiern), Leydig und Leuckart[1]) und damit war die Frage nach der Bedeutung der Richtungsbläschen für längere Zeit in den Hintergrund gerückt.

Ein Anstoss zur weiteren Erforschung dieser Gebilde erfolgte erst, als die um die Mitte der siebziger Jahre mit grosser Energie einsetzenden Untersuchungen über Kernstrukturen, Kernmetamorphose und Befruchtungserscheinungen das Augenmerk der Forscher auch auf das Schicksal des Kerns der unreifen Eizelle, des Keimbläschens, lenkten. Nachdem schon Ratzel (1869) am Ei von Tubifex gesehen hatte, dass sich das Keimbläschen zu einem länglichen, in seinem mittleren Teil meridional gestreiften Körper umbildet, fand Bütschli (1876)[2]) am Ei von verschiedenen Würmern (Cucullanus, Nephelis) und Schnecken, dass die an die Oberfläche des Eies tretende „Keimbläschenspindel" sich in die beiden Richtungsbläschen umbildet. Unmittelbar darauf brachten O. Hertwig

---

[1]) De Quatrefages, Études embryogéniques. Mémoire sur l'embryogénie des Annélides. Ann. sc. nat. Sér. 3. Zool. T. 10. 1848. pag. 181; F. Leydig, Über Paludina vivipara. Zeitschr. wiss. Zool. 2. Bd. 1850. pag. 128; R. Leuckart, Artikel: Zeugung, in Wagners Handwörterbuch der Physiologie. 4. Bd. Braunschweig 1859. pag. 927.

[2]) O. Bütschli, Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abhandl. Senkenb. Naturf. Ges. 10. Bd. 1876. pag. 381.



und Giard[1]) den bestimmten Nachweis, dass die „Ausstossung“ der Richtungskörper in Form einer mitotischen Teilung vor sich gehe und dieser Nachweis, sowie die zuerst von Mark[2]) ausgesprochene Anschauung, dass die Richtungskörper den Wert von abortiven Eiern haben, bildeten den Ausgangspunkt für die Begründung einer eigentlichen Lehre der Reifungserscheinungen.

Während die eben erwähnten Untersuchungen noch im Gange waren, hatte bereits Minot[3]) bezüglich der biologischen Bedeutung der Richtungskörperbildung eine Ansicht aufgestellt, welche zwar nicht zur allgemeinen Anerkennung gelangt ist, aber doch einen wesentlichen Einfluss auf den Gang der Reifungslehre gewonnen hat. Ausgehend von einem Vergleich der Konjugationserscheinungen bei den Infusorien mit der Befruchtung der Metazoen, gelangte Minot zu der Auffassung, dass in den Richtungskörpern aus der zunächst zwitterigen Eizelle das männliche Element ausgeschieden werde. „The egg becomes really female only upon the discharge of the male direction-cells; up to that time it contains the elements of both sexes.“ Minot stellt auch bereits die Frage auf, ob nicht auch bei der Entwickelung der Spermatozoen die Mutterzelle in zwei Portionen zerfällt, „one of which becomes the male part, while the other remains separated“. Zu ähnlichen Ansichten bekannten sich auch einige andere Forscher, so Balfour[4]), van Beneden[5]) u. a. und Balfour stellte gleichzeitig die Vermutung auf, dass, wenn keine Polzellen gebildet würden, normaler Weise Parthogenese eintreten müsse.

Zu einer eigentlichen biologischen Tagesfrage ist indessen das Problem der Richtungskörperbildung erst geworden, nachdem im Anschluss an die genaue Feststellung des Verlaufs der indirekten Kernteilung, sowie an die van Benedensche Entdeckung von der Gleichwertigkeit der väterlichen und mütterlichen Chromatinschleifen bei der Kernkopulation (1883), dem Kernchromatin von verschiedenen Autoren (Strasburger,

---

1) O. Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. II. Teil. Morph. Jahrb. 3. Bd. 1877.

A. Giard, L'oeuf et les débuts de l'évolution. Bull. scientif. du Nord et de la Belg. 8. Bd. 1876; Derselbe, Sur la signification morphologique des globules polaires. Rev. scientif. 20. Bd. 1877; siehe auch Litt.-Verz. Nr. 10.

2) E. L. Mark, Maturation, fecundation and segmentation of Limax campestris. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. 6. Bd. 1881.

3) C. S. Minot, On the Formation of the Germinal Layers and the phenomena of Impregnation among Animals. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 19. 1876—78.

4) F. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übers. von B. Vetter. Jena 1880. pag. 73.

5) E. v. Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation. Arch. Biol. T. 4. 1883. pag. 611.

O. Hertwig, Koelliker, Weismann) die Bedeutung des Nägelischen Idioplasmas oder der Vererbungssubstanz zugesprochen worden war. Es hat zuerst Strasburger (1884)[3]) die Ansicht aufgestellt, dass durch die Bildung der Richtungskörper die Masse des Idioplasmas des Eikerns vor der durch die Kopulation erfolgenden Verdoppelung auf die Hälfte reduziert werde, während Weismann (1885) die Ausstossung der Richtungskörperchen als die Entfernung des ovogenen Kernplasmas aus der Eizelle deutete, d. h. des spezialisierten Kernplasmas, welches während des Wachstums der Eizelle den sekretorischen Funktionen derselben (der Dotterbildung u. s. w.) vorsteht. Für die Richtigkeit dieser Hypothese musste sprechen, wenn sich die Richtungskörperbildung auch bei parthenogenetischen Eiern vorfand, denn bei diesen muss ja ebensogut, wie bei den befruchtungsbedürftigen Eiern, ein „ovogenes Kernplasma" vorhanden sein, da sie ja, ebenso wie die letzteren, eine spezifische histologische Struktur besitzen. Durch die Untersuchung der parthenogenetischen Eier wurde nun aber Weismann und Ishikawa (1886, 1887) und gleichzeitig Blochmann zu dem keineswegs erwarteten Ergebnis geführt, dass bei den parthenogenetischen Eiern im allgemeinen nur ein Richtungskörper gebildet wird, während bei den befruchtungsbedürftigen Eiern zwei ausgestossen werden. So kam denn Weismann zu der weiteren Vorstellung, dass nur die Bildung des ersten (bei den parthenogenetischen Eiern des einzigen) Richtungskörpers die Ausstossung des ovogenen Kernplasmas bewirke, dass dagegen bei befruchtungsbedürftigen Eiern die Bildung des zweiten Richtungskörpers eine Reduktion der Vererbungssubstanz oder des Keimplasmas, nicht bloss der Masse nach, sondern auch der Qualität nach erfolge. Es werden durch diesen Vorgang die einzelnen Keimplasma- oder Chromatinportionen, welche die Träger der verschiedenartigen, in einem Individuum nebeneinander hervortretenden Vererbungstendenzen darstellen, die sogen. Ahnenplasmen (nach der späteren Bezeichnung: die Ide), der Zahl nach auf die Hälfte reduziert und es wird dadurch gleichzeitig, da ja diese Ahnenplasmen als qualitativ verschieden zu denken sind, eine qualitative Verteilung der Vererbungssubstanz herbeigeführt. Dieser Reduktionsprozess kann nun aber, so schloss Weismann weiter, nicht in Form einer gewöhnlichen Mitose ablaufen, da ja durch den wesentlichen Vorgang der gewöhnlichen Mitose, nämlich durch die Längsspaltung, die Zahl der innerhalb der Kernschleifen linear angeordneten Chromatinportionen nicht alteriert wird, vielmehr muss eine besondere Art von Karyokinese Platz

3) E. Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang der Phanerogamen. Jena 1884. pag. 133.

greifen, „bei welcher die primären Kernschleifen des Äquators nicht gespalten werden, sondern ungeteilt sich in zwei Gruppen scheiden, von denen jede einen der beiden Tochterkerne bildet“ (Reduktionsteilung).

Von einem etwas abweichenden Standpunkt aus beschäftigte sich bald darauf Boveri (1888—90) mit der Frage, ob und in welcher Weise im Verlauf der Eireifung eine Reduktion der Zahl der Chromosomen stattfinde. Während Weismann einen Reduktionsvorgang postulierte, bei welchem gleichzeitig eine numerische und eine qualitative Reduktion stattfindet, nimmt Boveri nur eine individuelle, von Kerngeneration zu Kerngeneration sich forterhaltende Selbständigkeit der Chromosomen, aber keine qualitative Verschiedenheit derselben an (Individualitäts-Hypothese) und es kommt ihm darauf an, zu sehen, an welcher Stelle die Ovogenese und auf welche Weise die vor der Kernkopulation thatsächlich zu beobachtende Reduktion der Chromosomen zu stande kommt. Das Ergebnis seiner Untersuchungen war, dass die Reduktion der Chromosomenzahl schon im Keimbläschenstadium in einer nicht weiter erkennbaren Weise, etwa durch Resorption der einen Hälfte der Chromosomen, stattfinde, dass also keine Reduktionsteilung im Weismannschen Sinne existiere.

Für die folgenden Untersuchungen, welche die Frage nach der Reduktion der Chromosomenzahl zum Gegenstand hatten, bildete eine wichtige Grundlage eine Arbeit O. Hertwigs (1890), welche die schon von Platner hervorgehobene Parallele zwischen der Richtungskörperbildung und den beiden Teilungen der tierischen Samenzellen auf Grund einer Untersuchung der Keimzellen von Ascaris in definitiver Weise klarlegte und so einem gemeinschaftlichen und gleichgerichteten Operieren der mit der Eibildung und der mit der Samenbildung sich beschäftigenden Untersucher den Weg bahnte. Es ist bekannt, dass für die Boverische Auffassung zuerst Brauer (1893) auf Grund einer abermaligen Untersuchung der Spermatogenese von Ascaris eintrat, während auf der anderen Seite vom Rath, Rückert und der Ref. zunächst für eine Anzahl von Arthropoden das Vorkommen eines Weismannschen Reduktionsprozesses feststellten. In immer schärferer Weise stellte sich bei diesen und allen folgenden Untersuchungen heraus, dass die Lösung des Problems in der Ermittelung der Entstehung und Zusammensetzung der bei der ersten Teilung auftretenden Elemente, der „Vierergruppen“, und der ihnen homologen Chromatingebilde liege.

Während sich das Augenmerk zahlreicher Untersucher auf diese Dinge richtete, erfuhr das ganze Problem eine ausserordentliche Erweiterung und

zwar durch Hereinziehung von Beobachtungen, welche einerseits auf botanischem Gebiet, andererseits auf dem der Einzelligen liegen.

Was die ersteren anbelangt, so wurden die vorbereitenden Teilungsprozesse bei der Embryosackbildung der Phanerogamen schon zu Ende der siebziger Jahre von Strasburger[1]) in den Grundzügen erkannt und ebenso, wie eine Anzahl ähnlicher Vorkommnisse bei Algen und Cryptogamen zu der Richtungskörperbildung in Beziehung gebracht. Das erhöhte Interesse indessen, welches die Botaniker in den letzten Jahren diesem Gegenstand zugewandt haben, darf wohl auf die Anregungen zurückgeführt werden, welche Strasburger in einem Oxforder Vortrag (1895) durch eine theoretische Deutung der periodischen Reduktion der Chromosomenzahl gegeben hat und teilweise wohl auch auf eine diesen Ausführungen folgende Erwiderung, in welcher der Ref. auf die weitgehende Ähnlichkeit der Kernteilungsbilder in den betreffenden Phasen der tierischen und pflanzlichen Geschlechtszellenreife hingewiesen hat[2]).

Auch die vorbereitenden Teilungen, welche bei der Konjugation der Infusorien auftreten, sind schon von Maupas und R. Hertwig (1889), denen die genaue Kenntnis dieser Vorgänge zu verdanken ist, mit den Reifungserscheinungen bei den Metazoen verglichen worden[3]). Vorbereitende oder „überzählige" Teilungen sind dann in den folgenden Jahren noch für eine Reihe von Einzelligen beschrieben worden: bei einzelnen, so bei den Gregarinen und Heliozoen, kommt es, nachdem sich in den konjugierten Individuen die Teilungsfigur, wie im Metazoenei, peripher eingestellt hat, zur Bildung wirklicher „Richtungskörper" (Wolters, 1891; Schaudinn, 1896), bei anderen, so bei den Diatomeen, werden durch die betreffenden Teilungsprozesse, ähnlich wie bei den Infusorien, „überzählige", degenerierende Kleinkerne gebildet (Karsten und Klebahn, 1896).

Gerade nach den beiden letztgenannten Richtungen hin haben nun die Untersuchungen der letzten Jahre sehr wertvolles und lehrreiches Material beigebracht und es mögen daher, ehe wir auf die Hauptfrage nach der Bedeutung der Reifungserscheinungen eingehen, die einschlägigen Arbeiten kurz besprochen werden.

---

1) Vergl. E. Strasburger, Über Befruchtung und Zellteilung. Jen. Zeitschr. 11. Bd. (N. F. 4. Bd.) 1877. pag. 511; sowie Balfour, l. c.

2) E. Strasburger, The Periodic Reduction of the number of the Chromosomes in the Life-History of Living Organisms. Ann. Bot. Vol. 8. 1894; V. Häcker, The Reduction of the Chromosomes in the Sexual cells as described by Botanists. Ann. Bot. Vol 19. 1895.

3) Hoyer (55) nennt Jickeli (1884) als den ersten, der derartige Beziehungen vermutete.



Neues Material auf botanischem Gebiete.

Schon im Vorjahre (1896) waren durch Klebahn und Karsten „überzählige" Teilungsakte bekannt geworden, welche der Konjugation und Auxosporenbildung der Diatomeen vorangehen und mit der Richtungskörperbildung verglichen werden können. Im Jahre 1897 hat nun Fairchild, ein Schüler Strasburgers (8) die Zygosporenbildung eines niederen Algenpilzes, der Entomophthoracee Basidiobolus ranarum, beschrieben und dabei eines Vorgangs in ausführlicher Weise Erwähnung gethan, welcher bis in verschiedene Einzelheiten hinein mit der Richtungskörperbildung des Metazoen-Eies verglichen werden kann. In zwei be-

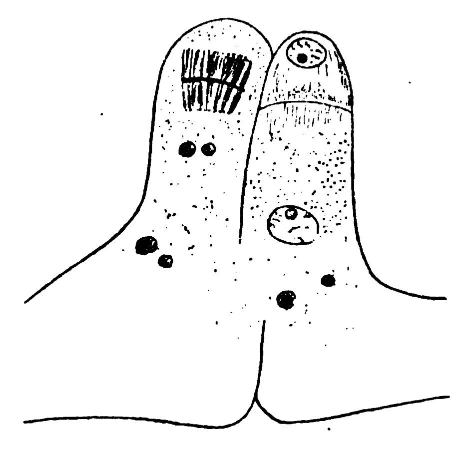


Fig. 1.

Richtungskörperbildung von Basidiobolus (Fairchild).

nachbarten Zellen der Mycels, den Gameten (Fig. 1), entsteht in der Nähe der sie trennenden Scheidewand je eine schnabelförmige Ausstülpung, in welche die Kerne der beiden Zellen hineinwandern. Unter Bildung eigentümlicher, garbenförmiger Spindeln, wie sie bei der ersten Richtungsteilung verschiedener Metazoen-Eier auftreten, teilen sich die Kerne: die beiden äusseren Tochterkerne werden durch Scheidewände abgetrennt und gehen allmählich zu Grunde, dagegen ziehen sich die beiden inneren Tochterkerne nach der Tiefe zurück, um hier mit einander zu kopulieren. In der aus zwei Abbildungen Fairchilds kombinierten Figur 1 kommt ein Teil dieser Vorgänge zur Darstellung.

Unter den Thallophyten sind es noch die Fucaceen gewesen, welche in den verflossenen Jahren ein besonderes Interesse genossen haben. Bekanntlich hatte schon vor längerer Zeit (1889) Oltmanns gezeigt, dass

bei dieser Gruppe von Tangen die ursprüngliche Oogoniumzelle auf Grund von drei hinter einander folgenden Teilungsschritten acht Zellen liefert. Von diesen Zellen entwickelt sich nur eine bestimmte, je nach der Spezies verschiedene Anzahl zu befruchtungsfähigen Eiern, während der Rest rudimentäre, mit den Richtungskörpern vergleichbare Eizellen darstellt. Nachdem sodann 1896 Farmer und Williams einige Phasen der Oogonium-Entwickelung kurz beschrieben haben, sind in den letzten Jahren Strasburger (32) und dann wieder die beiden genannten englischen Forscher (45) genauer auf jene Teilungschritte eingegangen. Strasburger untersuchte die Oogonium-Entwickelung verschiedener Fucusarten hauptsächlich mit Rücksicht auf die Frage nach der Reduktion der

Fig. 2. Oogoniumbildung von Fucus. Bildung von Oogonium- und Stielzelle (Strasburger).

Fig. 3. Dritter Teilungsschritt im Oogonium einer Fucacee, Ascophyllum (Farmer und Williams)

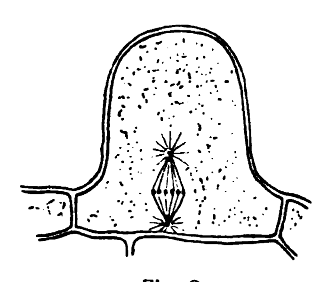


Fig. 2.



Fig. 3.

Chromosomenzahl. Er fand, dass bei der Teilung, welche einerseits die Oogonium-, anderseits die Stielzelle liefert (Fig. 2) etwa 30 Chromosomen auftreten, während bei der ersten Kernteilung im Innern der Oogoniumzelle selber 14—16 Elemente zu beobachten sind. Dem ersten Teilungsschritt des Oogoniumkerns folgt sofort ein zweiter, während zwischen den zweiten Teilungsschritt und den dritten, welcher die acht Urenkelkerne liefert (Fig. 3), sich eine längere Ruhepause einschiebt und bei dieser dritten Teilung ist wieder die reduzierte Zahl von 16 Chromosomen deutlich zu beobachten. Als hauptsächliches Resultat würde also nach Strasburger anzuführen sein, dass eine Reduktion der Chromosomen schon bei der ersten Teilung der Oogoniumzelle vorliegt, und dass sich bezüglich der zeitlichen Aufeinanderfolge der drei Teilungsschritte eine ähnliche Unstetigkeit kund giebt, wie bei den Reifungsvorgängen anderer

Pflanzen, insofern z. B. auch bei der Embryosack- und Pollenbildung der Phanerogamen die beiden ersten Teilungen sich rasch auf einander folgen, während sich zwischen die zweite und dritte eine längere Ruhepause einschiebt.

Aus der ausführlichen Arbeit von Farmer und Williams (45), welche gleichfalls zwei Fucus-Arten und ausserdem Ascophyllum nodosum zum Gegenstand hat, sei erwähnt, dass auch diese Forscher den Eintritt der Chromosomen-Reduktion schon zu Beginn des ersten, innerhalb der Oogoniumzelle sich abspielenden Teilungsschrittes feststellen konnten. Im übrigen wird diese Teilung von den beiden Autoren mit Rücksicht auf die Gestalt der Chromosomen, mit dem bei der ersten Reifungstheilung der höheren Tiere und Pflanzen auftretenden heterotypischen Teilungsmodus verglichen, ein Moment, welches nach Ansicht des Ref. zu Gunsten

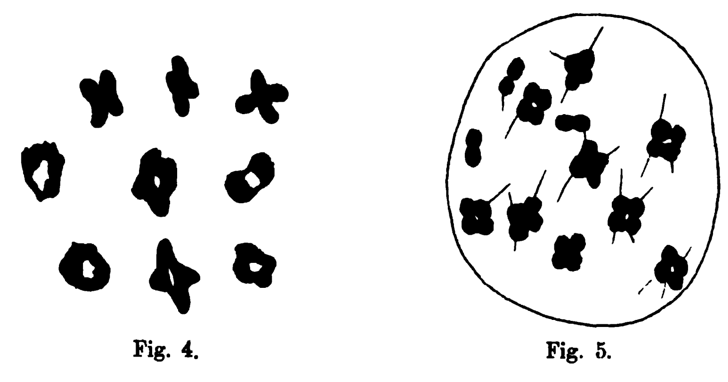


Fig. 4. Fig. 5.

Fig. 4. Chromatinelemente aus den Sporenmutterzellkernen der Farne (Calkins).
Fig. 5. Chromatinelemente aus den Sporenmutterzellkernen von Equisetum (Osterhout).

der Annahme sprechen dürfte, dass hier nur eine „Schein-Reduktion" vorliegt. Bezüglich der Raschheit der Aufeinanderfolge der zweiten und dritten Teilung kommen die Verf. zu dem gleichen Resultate wie Strasburger und speziell für Ascophyllum bestätigen sie die Angabe von Oltmanns, wonach vier von den acht Urenkelkernen zu Grunde gehen und demnach nur vier Eizellen zur Ausbildung kommen.

Auf dem Gebiete der Gefässkryptogamen hat wieder ein Schüler Strasburgers, Osterhout (26), den Vierteilungsprozess bei der Sporenbildung eines Schachtelhalms (Equisetum limosum), und Calkins (4) den entsprechenden Vorgang bei zwei Farnen studiert. Bei dem Osterhoutschen Objekt (Fig 5) treten in den Vorphasen der ersten Teilung Chromosomen auf, welche ausserordentlich an die Vierergruppen bei tierischen Objekten erinnern. Im Äquator der ersten Teilungsfigur sieht man allerlei unregelmässige Chromatinkörper, von denen indessen wenigstens einige

an die Y-ähnliche Formen erinnern, denen man bei der Embryosack- und Pollenbildung der Angiospermen begegnet. Die Anlage der Spindel ist bei der ersten Teilung eine ausgesprochen vielpolige: es können 12, ja sogar mehr als 20 Pole gleichzeitig auftreten, die im weiteren Verlauf durch Zusammenrücken und gegenseitige Verschmelzung auf zwei reduziert werden. Man wird auch in diesem Punkte an die erste Reifungsteilung mancher Phanerogamen und nicht minder an diejenige vieler tierischer Eier erinnert. Der von Calkins (4) beschriebene erste Teilungsakt von Pteris und Adiantum ist deshalb von ganz besonderem Interesse, weil hier die Chromosomen alle nur denkbaren Übergangsformen zwischen Ringen, Doppelstäbchen und Vierergruppen zeigen und so in auffälligster Weise an die Chromatin-Elemente im Copepoden-Keimbläschen erinnern (Fig. 4). Auch bezüglich ihrer Entstehung stimmen jene Gebilde vollkommen mit den Ringen und Vierergruppen der Copepoden überein: sie kommen nämlich durch Segmentierung des einfach-längsgespaltenen Spiremfadens und nachfolgende Querkerbung der einzelnen Segmente zu Stande. Bei der ersten Teilung zerlegen sich die Tetraden in Dyaden und diese zerlegen sich dann bei der zweiten Teilung in ihre Hälften. Eine der beiden Teilungen, wahrscheinlich die zweite, ist daher eine Reduktionsteilung. Auch Stevens (64), ein Schüler Strasburgers, fand bei der Sporenbildung der Farne in den Prophasen der ersten Teilung Ring- und Vierergruppen-ähnliche Gebilde, dagegen erfahren die zu einem einzigen Kernfaden verschmelzenden Tochterchromosomen auch vor der zweiten Teilung eine Längsspaltung. Es folgt, dass beide Teilungsschritte Äquationsteilungen sind.

Es muss dahingestellt bleiben, ob die Darstellung von Calkins oder die von Stevens dem wirklichen Sachverhalt entspricht.

Unter den gymnospermen Phanerogamen sind es namentlich die Cycadeen und die mit den Cycadeen verwandte Conifere Ginkgo biloba (der japanische Ginkgobaum) gewesen, welche zu einer intensiven Bearbeitung der Pollen-Keimung gelockt haben. Einen Hauptteil der diesbezüglichen ausgezeichneten Arbeiten von Webber, Ikeno und Hirasé (37, 55, 53) bildet allerdings der Nachweis, dass hier gewisse, Centralkörper-ähnliche Gebilde sich in ähnlicher Weise bei der Bildung des Cilienträgers der Antherozoïden (Spermatozoïden) beteiligen, wie dies für die Farne und Equisetaceen von Shaw und Belajeff nachgewiesen wurde — eine Übereinstimmung, die namentlich im Hinblick auf die neuerdings festgestellte Beziehung des Centralkörpers der tierischen Spermatiden zur Achsenfadenbildung von Interesse ist. Aber auch hinsichtlich der „vorbereitenden Teilungsakte“ im keimenden Pollenkern sind

verschiedene interessante Einzelheiten zu Tage gefördert worden und vor allem hat Hirasé in seiner Ginkgo betreffenden Arbeit auf die Entstehung und das Schicksal der einzelnen im Pollenschlauch befindlichen Zellen Bezug genommen.

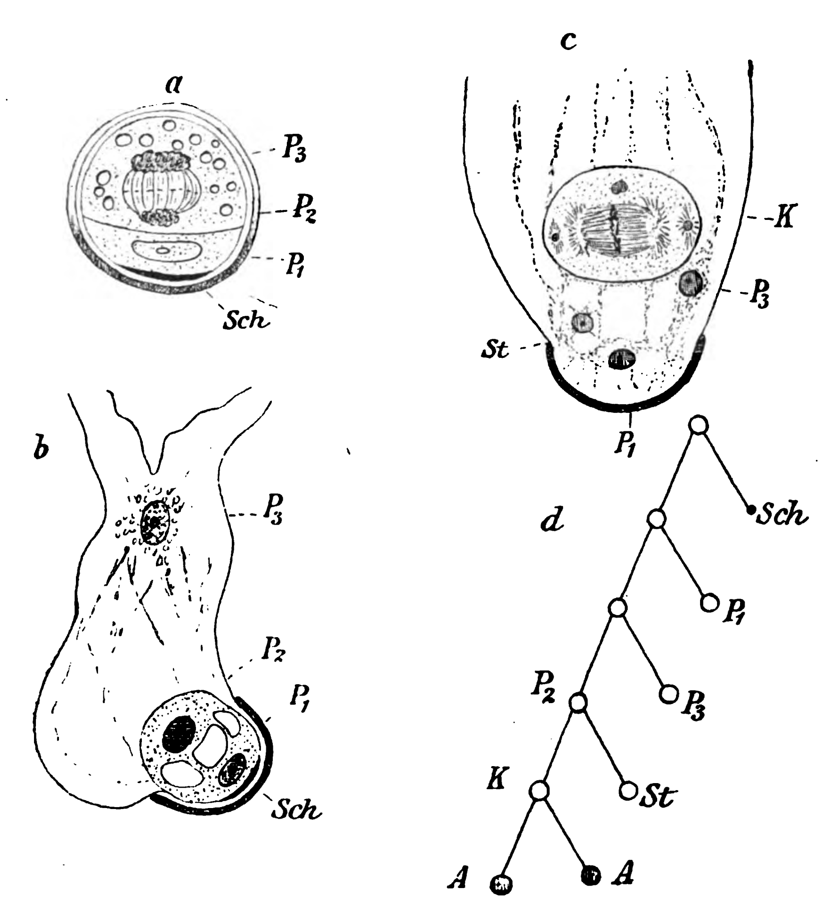


Fig. 6.

Pollenkeimung von Ginkgo (Hirasé).

a Pollenkorn (*Sch* Scheitelzelle, P_1, P_2 Prothalliumzellen, P_3 „Embryonalzelle"), b keimender Pollenschlauch, c von der Exine bedeckte Spitze des Pollenschlauchs (*St* Stielzelle, *K* Körperzelle), d Zellfolgen bei der Pollenkeimung (*A* Antherozoïden).

Das zu zwei Dritteln von einer Exine bedeckte Pollenkorn von Ginkgo (Fig. 6a) enthält, wie schon Strasburger beschrieben hat, abgesehen von einer vollkommen abgeplatteten Scheitelzelle (Sch) zwei Prothalliumzellen (P_1, P_2) und eine „Cellule embryonnaire", die wohl besser als vegetative Zelle zu bezeichnen ist (P_3). Die gänzlich rudimentäre Scheitelzelle

geht aus der ersten Teilung des Pollens hervor und wird unmittelbar nach der Bildung resorbiert (Strasburger), während die zwei lebenden Prothalliumzellen durch zwei successive Teilungsschritte der Schwesterzelle jener Scheitelzelle ihre Entstehung nehmen (Fig. 6d). Nach der Bestäubung befestigt sich das Pollenkorn mit dem einen, zum Schlauch auswachsenden und wurzelartig sich verzweigenden Ende (Fig. 6b) in der Decke der Pollenkammer, d. h. eines, unter dem Scheitel des Nucellus befindlichen, von Saft erfüllten Spaltraumes, in dessen Boden sich die Archegonien befinden. Mit dem andern, von der Exine bedeckten und die beiden Prothalliumzellen enthaltenden Ende springt der Pollenschlauch in den Saftraum vor. Während nun der Kern der „Cellule embryonnaire" (P_3) zunächst am Beginn der Verzweigungen des Pollenschlauches seine Stelle findet (Fig. 6b), teilt sich die innere Prothalliumzelle (P_2) in zwei Zellen, die „Stielzelle" (St) und die stark heranwachsende „Körperzelle" (K). Drei bis vier Monate nach der Bestäubung sieht man dann alle vier Kerne im Exinenende gelagert (Fig. 6c) und die „Körperzelle" hat ihr Wachstum vollendet: sie liefert durch Teilung zwei gleich grosse Zellen, welche sich unter Entwickelung von rudimentären Cilienträgern und sekundären Schwanzanhängen zu den im Saft der Pollenkammer rotierenden Antherozoïden umbilden.

Es schien mir angezeigt zu sein, auf diese dem Interesse der Zoohistologen an und für sich fern liegenden Einzelheiten einzugehen, einerseits, weil die Verhältnisse bei Gingko eine Illustration bilden für die sogenannte Prothalliumlehre, eine Lehre, welche, wie wir sehen werden, bei der Deutung der tierischen und pflanzlichen Reifungsvorgänge eine bedeutsame Rolle spielt, und weil sie andererseits einiges Licht zu werfen im Stande sind, auf einen überraschenden Befund, welchen neuerdings zwei Forscher unabhängig von einander auf dem Gebiet der Angiospermen-Befruchtung gemacht haben.

Wir haben gesehen, dass die ganze Kette von Teilungsschritten, welche bei Ginkgo das rudimentäre (in die ungeschlechtliche Generation einbezogene) Phanerogamen-Prothallium darstellt, mit der Bildung von zwei gleichwertigen Antherozoïden abschliesst. Nun wurde bisher bezüglich der angiospermen Phanerogamen angegeben, dass die beiden Produkte der im Innern des Pollenschlauchs sich abspielenden Teilung (der vierten in der Gesamtheit der Reifungsteilungen) allerdings zwei gleichartige generative Zellen darstellen, dass aber nur eine derselben zur Befruchtung gelangt. Erneute Untersuchungen, welche Nawaschin (60) und Guignard (74) an Lilien angestellt haben, führten nun aber zu dem Ergebnis, dass beide generative Zellen in den Embryosack schlüpfen und sich hier

in gleicher Weise zu wurmförmigen Körpern umbilden. Der Kern der einen Zelle führt dann die Kopulation mit dem Eikern aus, während sich der andere in ganz analoger Weise mit dem sekundären Embryosackkern verbindet.

Es entstehen also, wie dies für Ginkgo und verwandte Gymnospermen gilt, auch bei den Angiospermen zwei anscheinend gleichwertige und befruchtungsfähige generative Zellen, eine Übereinstimmung, welche, wie wir sehen werden, in theoretischer Hinsicht nicht ohne Interesse ist.

Weitere einschlägige Untersuchungen auf dem Gebiet der Phanerogamen, speziell die auf die Chromatin-Reduktion der Angiospermen bezüglichen Arbeiten, werden in den folgenden Kapiteln ihren richtigen Platz finden. Hier kam es uns nur darauf an, zu zeigen, dass, auch abgesehen von dem Reduktionsproblem, die Kenntnis der Reifungserscheinungen als solcher in stetigem intensivem und extensivem Fortschreiten begriffen ist.

Neues Material auf dem Gebiete der Einzelligen.

Es liegen hier hauptsächlich zwei ausführliche Arbeiten vor, von denen sich die eine von R. Hertwig stammende auf die Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung eines Heliozoons, nämlich von Actinosphaerium Eichhorni, bezieht, während die andere, von Siedlecki verfasste Schrift ein Coccidium, Adelea ovata, zum Gegenstand hat.

Schon Schaudinn[1]) hatte, wie bereits erwähnt wurde, für ein Heliozoon, Actinophrys sol, die Bildung von eigentlichen „Richtungskörpern" in den beiden konjugierenden Individuen beschrieben. Darnach tritt in jedem der Paarlinge der Kern an die Peripherie des Zellkörpers und teilt sich hier unter Bildung einer kleinen, kugeligen Zelle mit stark färbbarem Kern. Die innern Teilkerne wandern sodann in das Centrum des Zellkörpers und verschmelzen mit einander nach Auflösung der Zellscheidewand. Bei einem andern Heliozoon, Actinosphaerium Eichhorni, verlaufen, den neuen Untersuchungen von R. Hertwig (14, 52) zufolge, die gesamten Kopulations- und Encystierungsvorgänge in folgender Weise (Fig. 7). Die ganze Reihe von Erscheinungen nimmt ihren Anfang mit der Festsetzung der Aktinosphärien, mit der Einziehung der Pseudopodien, Rückbildung der Vakuolen und Abscheidung einer Gallerthülle. Gleichzeitig findet eine bedeutende Verringerung der Kernzahl durch Auflösung statt und schliesslich erfolgt ein Zerfall des einzelnen Tieres in ebenso viele (5—12) „Primär-

[1]) F. Schaudinn, Über die Kopulation von Actinophrys sol Ehrenberg. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin 1896.



cysten", als zum Schluss noch Kerne vorhanden waren (Fig. 7a). In diesen von der gemeinsamen Gallerthülle umschlossenen Primärcysten teilt sich der Kern (Primärkaryokinese), und, indem der Zellkörper ganz nach Art des Eifurchungsprozesses in zwei Hälften zerschnürt wird, entstehen die „Sekundärcysten." Nunmehr teilt sich in jeder der Sekundär-

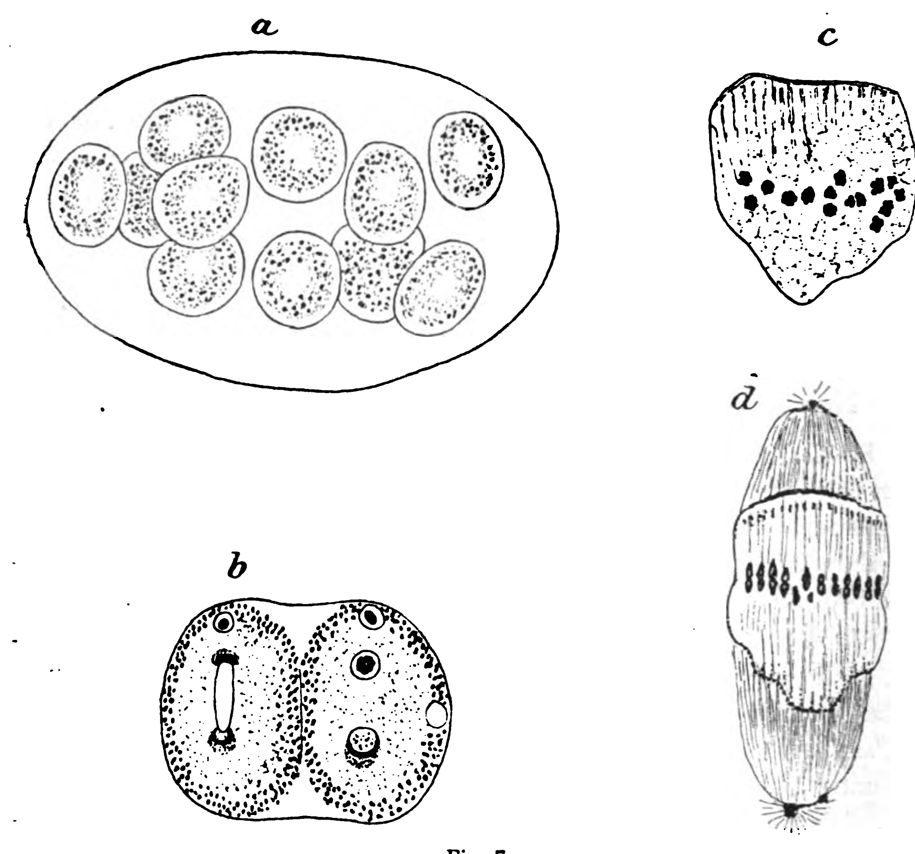


Fig. 7.

Richtungskörperbildung von Actinosphaerium (R. Hertwig).

a Primärcysten in der gemeinschaftlichen Gallerthülle, b Bildung der zweiten Richtungskörper in den Sekundärcysten, c und d Chromatinelemente der ersten Richtungsteilung.

cysten der Kern zweimal hintereinander unter jedesmaliger Bildung eines kernförmigen Richtungskörpers (Fig. 7b). Auf die Richtungskörperbildung folgt die allmähliche Verschmelzung der Protoplasmakörper der Sekundärcysten und die Kopulation ihrer Kerne zum „Furchungskern". Nunmehr wird aus den in der Rindenschicht des Protoplasmakörpers befindlichen Kieselstückchen eine Kieselcyste und unterhalb derselben ein Dottermembran gebildet. Die nach Ablauf des Dauerstadiums ausschlüpfen-

den jungen Aktinosphärien enthalten wieder mehrere (2—12) Kerne, welche auf karyokinetischem Wege aus dem „Furchungskern" ihre Entstehung nehmen.

Ohne hier ausführlich auf die allgemeinen Ergebnisse einzugehen, zu denen R. Hertwig hinsichtlich der Bildung der Chromosomen und der Beziehungen zwischen der Chromatin- und Plastinsubstanz gelangt ist, seien hier nur die auf die Richtungskörper-Bildung bezüglichen Befunde und Anschauungen erwähnt. In den aus der Primärkaryokinese resultierenden Tochterkernen, d. h. also den Kernen der Sekundärcysten, befinden sich echte chromatinfreie Nukleolen (Plastin-Nukleolen) und ein das gesamte Chromatin auf sich vereinigendes Kerngerüst, dessen Fäden nach einem Kernpole konvergieren. Während nun aber bei Aktinophrys nach den Untersuchungen von Schaudinn der Richtungskörperbildung ein typisches Knäuelstadium vorangeht, welches durchaus den Knäuelphasen der Metazoen-Zellen homolog ist (Schaudinn, l. c., Fig. II), findet bei Actinosphaerium die Entwickelung der Chromosomen in einer mehr ungewöhnlichen Weise statt. Während das Kernnetz seine polare Orientierung verliert, lokalisiert sich innerhalb desselben das Chromatin immer mehr in den peripheren Partien, wobei nach und nach Chromatingebilde entstehen, die in vier Ecken, manchmal sogar in vier Arme ausgezogen sind. „Sie könnten leicht als Vierergruppen angesehen werden, eine Deutung, die jedoch durch ihre Entwickelungsweise vollkommen widerlegt werden würde." Später, bei der Wanderung nach dem Äquator erfahren die Chromosomen Veränderungen ihrer Grösse und Gestalt. Sie sind „relativ ansehnlich und ungefähr gleich lang, breit und dick; sie sehen aus, als wären sie aus rundlichen Körnern zusammengeklebt. Oftmals geben sie ganz den Anblick der sogenannten Viererkugeln, ein Bild, welches jedoch keine Bedeutung hat, und nur zufällig zu stande kommt, wenn gerade vier Körner (Pfitznersche Körner) in einer Ebene liegen. Es kommen dabei auch 3- und 5-eckige Figuren vor" (Fig. 7c).

Ref. möchte glauben, dass den Vierergruppen- ähnlichen Gebilden doch eine grössere Bedeutung zukommt, als R. Hertwig annimmt, und dass man sehr wohl daran denken darf, sie in eine gewisse Parallele zu den Vierergruppen der Keim-Mutterzellen der Metazoen zu setzen. Was nämlich erstens ihre Entstehung anbelangt, so ist ja hinlänglich bekannt, dass in den Keimbläschen der Metazoen die Herausbildung und Individualisierung der zusammengesetzten Chromosomen oder Vierergruppen keineswegs immer mit einer bestimmten Phase der Verdichtung und Konzentrierung der Kernsubstanz zusammenfällt. Während z. B. bei einzelnen Copepoden die Individualisierung der Chromosomen durch Segmentierung der

bereits verdichteten und mehr oder weniger homogen gewordenen Doppelfadenschlinge erfolgt, findet bei anderen Formen, z. B. bei den Selachiern und Amphibien (Rückert, Born) jener Prozess schon im feinfadigkörnigen Stadium des Kernfadenwerkes statt[1]). Wir könnten uns daher sehr wohl denken, dass der Vorgang der Chromosomen-Individualisierung bei Actinosphaerium noch um eine weitere Stufe zurückgeschoben worden ist, dass es sich also nur um eine relative, nicht um eine prinzipielle Verschiedenheit in der Vierergruppen-Bildung handelt. Was das zweite, von R. Hertwig geäusserte Bedenken anbelangt, nämlich der Hinweis auf die keineswegs regelmässig viereckige Gestalt, so kennen wir Vorkommnisse genug, in denen die Vierergruppen während ihrer Entstehung alle möglichen unregelmässigen, vielhöckerigen Formen zeigen. Es möge hier nur auf die von Calkins bei der Sporenbildung eines Farnes gefundenen Chromatingebilde hingewiesen werden, deren Zugehörigkeit in die Kategorie der Vierergruppen doch wohl kaum zu bezweifeln ist (s. oben S. 859, Fig. 4).

Wenn demnach der Ref. die Ansicht vertreten möchte, dass die Vorstadien der ersten Reifungsteilung von Actinosphaerium, was die Entstehung und Zusammensetzung der Chromatin-Elemente anbelangt, sich sehr wohl mit den Vorstadien der betreffenden Teilung bei den Metazoen vergleichen lassen, so glaubt er eine weitere Stütze für diese Auffassung darin zu finden, dass das Äquatorialplattenstadium der ersten Reifungsteilung von Actinosphaerium in einer ganz unverkennbaren Weise das Gepräge des bei dem entsprechenden Teilungsakt der Metazoen herrschenden heterotypischen Teilungsmodus trägt. Die von R. Hertwig wiedergegebenen Doppel-Achter und Doppel-Rüben (Fig. 7 d) lassen wohl kaum eine andere Deutung zu, als dass hier etwas ähnliches vor sich geht, wie bei dem ersten Teilungsakte des Metazoen-Eies.

Was die zweite Reifungsteilung bei Actinosphaerium anbelangt, so kommt Hertwig zu dem interessanten Ergebnis, dass die Chromosomen ihrer Entstehung nach von denen der ersten Teilung insofern abweichen, als sie in Form von geschlängelten Fädchen sich direkt aus dem Chromatinbrocken herausarbeiten, welche durch Vereinigung der an die Pole rückenden Chromosomen des vorhergehenden Teilungsaktes entstanden waren; es findet also hier keine Verteilung der Chromatinsubstanz auf das Kernnetz statt. Aber nicht nur bezüglich der Entstehung und Gestalt weichen die Chromosomen der zweiten Teilung von denen der ersten ab,

---

[1]) Bei Canthocamptus konnte Ref. zeigen, dass beide Entwickelungsmodi neben einander auftreten können. Vergl. die Vorstadien der Eireifung. Arch. mikr. Anat. 45. Bd. 1895. pag. 210 ff.

sondern auch darin, dass sie etwa halb so gross sind als die letzteren. Während die Zahl der Chromosomen in beiden Teilungen die gleiche (etwa 150) zu sein scheint, hält es R. Hertwig für erwiesen, dass bei Actinosphaerium während der Richtungskörperbildung eine Reduktion der Masse des Chromatins des Kernes herbeigeführt wird.

Auf die allgemeine Deutung, welche der Verf. den Vorgängen giebt, wird später zurückgekommen werden, hier sei nur noch erwähnt, dass derselbe bezüglich der Angaben Schaudinns betreffend die Richtungskörperbildung von Actinophrys aus verschiedenen Gründen die Möglichkeit nahe legt, dass der letztgenannte Autor einen zweiten Teilungsschritt übersehen hat.

Zu den Sporozoen übergehend, erwähne ich zunächst eine kurze Mitteilung von Cuénot (6), welche sich auf eine in der Hausgrille vorkommende Gregarine aus der Gattung Diplocystis bezieht. Bei Beginn der Sporulation verschwindet der Makronukleus, während der jetzt erst erkennbar werdende Mikronukleus durch successive Teilungen allen Kernen der Sporozoïten die Entstehung giebt. Cuénot vergleicht diese Vorgänge mit den Konjugationserscheinungen bei den Infusorien, mit den Befunden Labbés (1896) am Coccidium Klossia, bei welchem der grösste Teil des Kernes entweder unter Bildung eines Richtungskörpers ausgestossen oder im Cytoplasma aufgelöst wird, und mit den Befunden an den Keimbläschen verschiedener Metazoen (Aequorea, Myzostoma), wo der Hauptnukleolus („Metanukleolus" des Ref.) bei Auflösung des Keimbläschens im Cytoplasma zurückbleibt. Cuénot spricht in allen diesen Fällen von einer „épuration nucléaire" und bringt diesen Vorgang in einen gewissen Gegensatz zu den mit einer wirklichen Kernteilung verbundenen Reduktionsprozessen.

In ausführlicher Weise sind von Siedlecki (78) für ein anderes Coccidium, nämlich für die in den Darmepithelzellen von Lithobius vorkommende Adelea ovata, die verschiedenen Phasen des Fortpflanzungscyklus beschrieben worden. Nach den höchst interessanten Ergebnissen Siedleckis gestaltet sich dieser Cyklus in folgender Weise: In den Darmepithelzellen des genannten Myriapods findet man zweierlei Individuen von Adelea, nämlich grosse (40—70 μ lange) unpigmentierte und kleine (niemals über 40 μ lange) an einem Körperende braun pigmentierte Formen. Erstere geben innerhalb der Darmzellen, anscheinend auf Grund eines direkten Teilungsprozesses (division multiple) je 20—40 Makrogameten, letztere in der nämlichen Weise 8—12 (höchstens 14) Mikrogametocyten den Ursprung. Beide so gebildeten Elemente sind zunächst von spindelförmiger Gestalt und besitzen einen in der Mitte des Zellkörpers gelegenen Kern. Sie gelangen in das Darmlumen und können von hier

aus wieder in das Epithel einwandern, um sich daselbst wieder zu grossen, beziehungsweise kleinen Adeleen umzubilden (direkter Entwickelungsmodus),

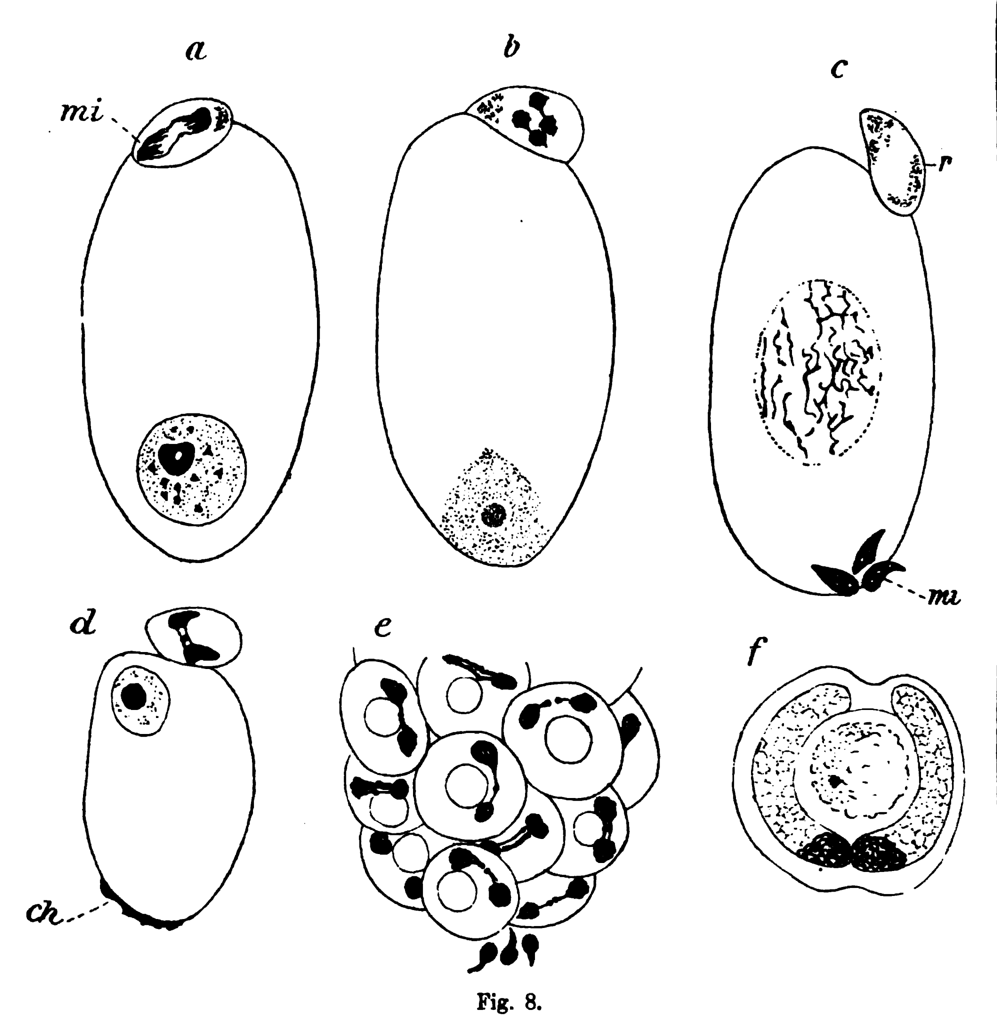


Fig. 8.

Richtungskörperbildung und Sporozoïtenbildung von Adelea (Siedlecki).

a erste Teilung des Mikrogametocyten (*mi*), b zweite Teilung im Mikrogametocyten, Wanderung des weiblichen Kerns an die Oberfläche, c plasmatisches Reliquat (*r*), Furchungskern und die drei übrig gebliebenen Mikrogameten, d erste Teilung des Mikrogametocyten, ausgestossene Chromatinmasse (*ch*), e Teilung in den Sporocysten, unten die drei übrigen Mikrogameten, f Sporocysten mit zwei Sporozoïten.

oder aber sie gehen innerhalb des Darmlumens eine Konjugation ein. Je ein Mikrogametocyt legt sich an einen der inzwischen oval ausgewachsenen Makrogameten an[1]) und sein Kern geht einen Vierteilungspro-

1) Der Verf. hebt als besonders auffallende Erscheinung hervor, dass hier zwischen

zess ein (Fig. 8, a, b, d). Die beim ersten Teilungsakt beobachteten Bilder erinnern sehr an den indirekten Teilungsmodus der Metazoen (Fig. 8, a, d) — in Fig. 8 d ist ein Flemmingscher Zwischenkörper wahrzunehmen —, der zweite Teilungsakt wird dagegen als ein „simple étranglement“ beschrieben (Fig. 8, b). Auf Grund dieser Verschiedenheiten nimmt der Verfasser an, dass durch die erste Teilung die Quantität des Chromatins, durch die zweite die Anzahl der Chromosomen reduziert wird. Die vier Enkelkerne treten nunmehr an die Oberfläche des Mikrogametocyten und bilden sich hier zu den kommaförmigen Mikrogameten um. Inzwischen rückt der Kern des Makrogameten an einen der Pole (Fig. 8, b) und lässt hier einen Teil seines Chromatins an die Oberfläche des Coccidiums austreten (Fig. 8, d, *ch*). Nach dieser épuration nucléaire des weiblichen Kernes dringt einer der Mikrogameten in den weiblichen Zellkörper ein, während die drei anderen, ebenso wie das plasmatische Reliquat des Mikrogametocyten, eine Zeit lang noch an der Oberfläche des weiblichen Tieres zu beobachten sind (Fig. 8, c, *mi* und *r*) und dann degenerieren. Der durch Vereinigung der beiden Geschlechtskerne entstandene Kopulationskern stellt sich zunächst als ein Knäuel von chromatischen Fäden dar (Fig. 8, c), ähnlich den Furchungskernen der Metazoen-Eier. Auch die folgenden Bilder, welche bei der successiven Teilung des an die Oberfläche getretenen Kopulationskernes und seiner Abkömmlinge entstehen, weisen im allgemeinen einen karyokinetischen Charakter auf. Nachdem eine grössere Anzahl von Kernen ausgebildet ist, grenzt sich um jeden derselben eine kugelige Partie von Protoplasma ab: so entstehen die Sporocysten oder Sporoblasten. In jeder Sporocyste findet nun abermals eine Art von karyokinetischer Teilung statt (Fig. 8, e) und so entstehen schliesslich die in jeder Sporocyste paarweise gelegenen Sporozoiten (Fig. 8, f), welche durch Aufklaffen der Sporocysten-Membran frei werden und in die Epithelzellen eindringen.

Blicken wir auf die schönen Befunde von Siedlecki zurück, so finden wir nur in einem Punkte keine vollkommene Befriedigung, nämlich

---

ungleichwertigen Elementen, nämlich zwischen den Makrogameten und den Grossmutterzellen der Mikrogameten, eine Chemotaxis (sexuelle Affinität nach O. Hertwig) besteht. Demgegenüber sei hervorgehoben, dass auch bei den Phanerogamen nicht die Pollenzelle selber, sondern einer ihrer Ascendenten (das Pollenkorn beziehungsweise die primäre generative Zelle) mit der Eizelle in Verbindung tritt und dass andererseits bei den Metazoen das Spermatozoon gewöhnlich schon in den Vorphasen der ersten Richtungsteilung in das Ei eindringt, dass also hier die männliche Geschlechtszelle mit der Grossmutterzelle der weiblichen Geschlechtszelle die Konjugation eingeht. Im übrigen scheint es den gleich zu erwähnenden Befunden von Siedlecki zufolge doch noch nicht ausgemacht zu sein, ob der Makrogamet von Adelea nicht auch ein „Makrogametocyt“ ist.



in der Darstellung des als épuration nucléaire bezeichneten Vorgangs. Vielleicht führen doch einmal erweiterte Untersuchungen zur Kenntnis eines dem Vierteilungsprozess der Mikrogametocyten entsprechenden Teilungsvorganges im Makrogameten. Es wäre wenigstens nicht das erste Mal, dass der Fortschritt der Kenntnisse an Stelle einer Chromatinausstossung einen typischen Teilungsvorgang setzen würde.

Im übrigen scheint dem Ref. namentlich noch die in den Sporocysten auftretende Teilung, die durch die vorhergegangene Abgrenzung des Protoplasmas gegenüber den der Kopulation unmittelbar folgenden Teilungen markiert ist und ihrerseits die Sporozoiten liefert (Fig. 8 e), bemerkenswert zu sein. Man wird durch die Ausnahmestellung, welche diese Teilung einnimmt, daran erinnert, dass auch bei anderen Einzelligen an dieser Stelle des Entwickelungscyklus Teilungsvorgänge Platz greifen, welche in mancher Hinsicht an die der Konjugation vorangehenden Reifungsteilungen erinnern. So finden wir bei den Infusorien, beispielsweise bei Paramaecium candatum, dass den beiden Teilungsschritten, welche sich dem Kopulationsakt anschliessen und welche gewissermassen die Grundlage für die Bildung der Enkel-Individuen liefern, ein paar andere Teilungen folgen, deren Produkte zum Teil rudimentär werden, zum Teil die definitiven Makro- und Mikronuclei bilden[1]. Auch bei den Desmidiaceen findet sich an der betreffenden Stelle, den Untersuchungen von Klebahn zufolge, ein Teilungsvorgang, dessen ganzer Verlauf schon O. Hertwig zu einem Vergleich mit der Richtungskörperbildung veranlasst hat[2].

Es können also bei den Protozoen nicht bloss vor der Kernkopulation, sondern auch an derjenigen Stelle des Entwickelungscyklus, an welcher bei gewissen Formen die definitive Bildung der Sporen oder Sporozoiten erfolgt, Teilungsakte auftreten, welche die Bildung abortiver Elemente herbeiführen.

Diese Teilungserscheinungen, welche, je nachdem die Sporenbildung zu stande kommt oder gewissermassen nur in Rudimenten angelegt ist, als Sporenreife oder Nachreife der Gameten-Reife (Eireife, Samenreife) gegenübergestellt werden können, dürften für die Zukunft ein ergiebiges Arbeitsfeld darstellen.

Aus der Arbeit Hoyers (54), über die Conjugation des Infusors Colpidium sei nur hervorgehoben, dass bei Anwendung einer neuen Methode (Mischung einer Sublimat- und Kaliumbichromatlösung, Ehrlich-Biondische Färbung) bei der ersten Reifungsteilung die Phasen des lockeren

[1] Vergl. z. B. M. Maupas, Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. Zool. exp. Sér. 2. T. 7. 1889. pag. 185.

[2] Vergl. O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893.



Knäuels und des Asters ein Ansehen bekommen, welches sehr an das Verhalten der Metazoen-Kerne erinnert.

Die Chromatin-Reduktion bei den Metazoen und Phanerogamen.

Die einschlägigen Untersuchungen auf dem Gebiete der Metazoen und Phanerogamen haben auch in den letzten Jahren die Reduktion der Chromosomen als Hauptgegenstand gehabt. Indem wir die in dieser Richtung erlangten Ergebnisse im folgenden zusammenfassen, treten wir bereits unserer Hauptfrage, nämlich der Frage nach der biologischen Bedeutung der Reifungsvorgänge, etwas näher.

Es wurde bereits oben hervorgehoben, dass die Lösung des Reduktionsproblems sich auf's engste berührt mit der Lösung der Frage: wie entstehen die Vierergruppen und die ihnen homologen, bei der ersten Reifungsteilung auftretenden Chromatingebilde? oder, wie wir jetzt wohl die Frage formulieren dürfen: zeigen die Vierergruppen und die ihnen homologen Gebilde bei allen Metazoen und Phanerogamen die nämliche Entstehungsweise, Zusammensetzung und Zerlegung?

Danach können wir uns im folgenden im wesentlichen auf die Beantwortung dieser Frage konzentrieren, um damit einen Ausgangspunkt für die weiteren Betrachtungen zu gewinnen. Wir werden dabei am besten zu einer Übersichtlichkeit gelangen, wenn wir die verschiedenen Publikationen nach dem Standpunkt, den ihre Autoren einnehmen, und nach den Resultaten, zu denen sie gelangt sind, in vier Gruppen zusammenstellen.

I. Weismannscher Reduktionsvorgang (Weismann 1887).

Nach den Ermittlungen von vom Rath, Rückert u. d. Ref. vollzieht sich bei verschiedenen Arthropoden (Gryllotalpa, Copopoden), nach vom Rath auch bei Amphibien (Rana, Salamandra) die Reduktion der Chromosomenzahl in folgender, dem bekannten Weismannschen Postulat im grossen Ganzen entsprechender Weise:

Der Chromatinfaden der Prophasen der Keim-Mutterzellen erhält ebenso viele Chromosomen (Idanten), als der Normalzahl der betreffenden Spezies entspricht. Wird die bereits längsgespaltene Chromatinfadenschlinge der Prophasen der Keim-Mutterzellen mit $\left\{\begin{matrix} a\ b\ c\ d \ldots \\ a\ b\ c\ d \ldots \end{matrix}\right\}$ bezeichnet, wobei a, b, c, d ... die einzelnen, im Chromatinfaden hintereinander gereihten Chromosomen bedeuten, so kommt es in den Prophasen der ersten Teilung

unter vorläufiger Unterdrückung des letzten Querteilungsprozesses (Pseudoreduktion, Scheinreduktion) zur Bildung von zweiwertigen (bivalenten) Spaltchromosomen (Vierergruppen) $\left\{\begin{matrix} a\ b \\ a\ b \end{matrix}\right\}, \left\{\begin{matrix} c\ d \\ c\ d \end{matrix}\right\} \ldots\ldots$ Bei der ersten Teilung erfolgt eine Zerlegung dieser Chromosomen-Gruppen nach dem Längsspalt (Äquationsteilung):

$$\begin{matrix} a\ b \\ \updownarrow \\ a\ b \end{matrix}\ ,\ \begin{matrix} c\ d \\ \updownarrow \\ c\ d \end{matrix}\ , \ldots$$

Bei der zweiten Teilung findet eine nachträgliche Zerlegung (Metalyse) der zweiwertigen Elemente (Zweiergruppen) statt, indem der letzte Segmentierungsschnitt durchgeführt wird (Reduktionsteilung):

$$\begin{matrix} a \\ \updownarrow \\ b \end{matrix}\ ,\ \begin{matrix} c \\ \updownarrow \\ d \end{matrix}\ , \ldots$$

Auch in den letzten Jahren ist nun von verschiedenen Seiten die Bestätigung erfolgt, dass wenigstens bei gewissen Organismengruppen der hier geschilderte Reduktionsmodus Platz greift. Namentlich in den *Seeplanarien* (Polycladen) ist ein leicht erhältliches und durch die Klarheit der Bilder ausgezeichnetes Objekt gefunden worden, welches in Zukunft als wichtiges Beweismaterial neben den Copepoden eine erste Stelle einnehmen wird. Wenigstens sind unabhängig von einander und beinahe gleichzeitig drei Forscher, *von Klinckowström* (Stockholm), *van der Stricht* (Gent) und *Francotte* (Brüssel), auf Grund von Untersuchungen über die Eireifung der Seeplanarien zu Ergebnissen gelangt, welche mit denjenigen der Copepoden-Untersucher in schönster Weise übereinstimmen.

von Klinckowström (18) hat bei Prostheceraeus vittatus gefunden, dass bei der ersten Reifungsteilung *sechs* Ring-, Dolch-, Doppelhaken- und Doppellancett-förmige Elemente auftreten, welche unter sich sehr verschieden sind, aber sich doch ohne Schwierigkeit sämtlich auf die Figuren des heterotypischen Teilungsmodus zurückführen lassen (Figur 9). Auf welche Weise diese Elemente bei der ersten Teilung zerlegt werden, konnte bei Prostheceraeus wegen der mannigfachen Umgestaltungen der Kernsegmente bei der Bildung des ersten Richtungskörpers nicht direkt festgestellt werden. Jedoch lässt nach dem Verfasser die Thatsache, dass bei der Metakinese die beiden aus einem Mutterchromosom hervorgehenden Tochterchromosomen sich „spiegelbildlich" einander gleichen, wohl keine andere Deutung zu, als dass wir bei der ersten Teilung eine Längsteilung d. h. eine Zerlegung in „identische" Chromosomen vor uns haben. In der zweiten

Richtungsspindel treten dann normaler Weise sechs kreuzförmige Elemente auf, welche dem Verfasser zufolge nur die Zusammensetzung a >< b haben können und bei der zweiten Teilung nach dem Schema a > | < b geteilt werden. In der ersten Furchungsspindel sind endlich die Kernsegmente in der ergänzten Zahl „zwölf" und in Gestalt von ziemlich dicken, winkelig gebogenen Stäbchen oder Schleifen zu beobachten.

Wir sehen also, dass sowohl die Beobachtungen selber, als auch die Deutung, welche der Verf. denselben gegeben hat, sich gut an die Befunde bei den Copepoden anschliessen. Eine Lücke ist allerdings bei v. Klinckowström vorhanden, insofern über die Entstehungsweise der Chromatinkörper der ersten Teilung keine ausreichende Beobachtungen gemacht werden konnten. Diese Lücke ist durch van der Stricht (35) ausgefüllt worden

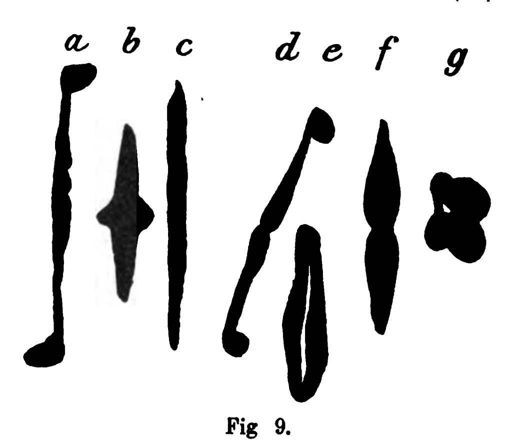


Fig 9.

Chromatinelemente der ersten Richtungsteilung von Thysanozoon (v. Klinckowström).

und zwar durch Befunde an den Uterus-Eiern von Thysanozoon brocchi, dem nämlichen Objekt, welches der Verf. schon früher durch die Darstellung wundervoller Strahlungserscheinungen bekannt gemacht hat. Van der Stricht konnte zeigen (l. c. pag. 383), dass die „primären Ringfiguren" der ersten Teilung durch Längsspaltung der hier in der Neunzahl auftretenden Chromatinsegmente ihre Entstehung nehmen, und wies überzeugend nach, dass die scheinbar so verschiedenen Modifikationen, welche die Elemente späterhin zeigen, durch einseitige Durchreissungen und sekundäre Verschmelzungen und Verklebungen der Spalthälften der Ringe ihre Entstehung nehmen. Im übrigen hebt der Verf. treffend hervor, dass ein Blick auf die Flemmingschen Figuren genüge, um sich von der Analogie zu überzeugen, welche zwischen der Bildung jener Ringe einerseits in den Spermatocyten von Salamandra, andererseits in der Ovogenese von Thysanozoon bestehe. Der zweite höchst wichtige Nachweis,

den van der Stricht in seiner Arbeit führt, betrifft das Schicksal der Chromatin-Elemente zwischen der ersten und zweiten Teilung: durch Querteilung der nach der ersten Teilung im Ei zurückbleibenden Schleifen entstehen Stäbchenpaare und Kreuzfiguren, durch deren Vorkommen aufs neue bewiesen wird, dass die Existenz von paarweise auftretenden Elementen keineswegs das Vorhergehen eines Längsspaltungsprozesses zur Voraussetzung hat.

Der dritte der oben genannten Forscher, Francotte (9, 47), hat eine ganze Anzahl von Seeplanarien (Leptoplana tremellaris, Cycloporus papillosus, Prosthiostomum siphunculus u. a.) untersucht. Francotte kommt hinsichtlich des Verlaufs der beiden Teilungen im allgemeinen zu den nämlichen Ergebnissen, wie v. Klinckowström und van der Stricht, doch fügt er den von diesen beiden Forschern erwähnten Modifikationen noch einige weitere hinzu. So bilden sich beispielsweise bei Prosthiostomum stäbchenförmige Chromosomen aus, welche aus vier übereinandergelagerten sphärischen Nodositäten bestehen. Nach Ansicht des Ref. würden diese Figuren mit einigen von Klinckowström abgebildeten Chromatinkörpern (hier in Fig. 9, d und g wiedergegeben) zu vergleichen sein, d. h. sie kommen wohl durch einseitige Sprengung eines Ringes und knötchenförmige Anschwellung der vier Teilstücke desselben zu stande. Sie erinnern im übrigen, wie Ref. hinzufügen möchte, an gewisse Vorkommnisse, welche seiner Zeit Carnoy für die Eibildung einiger Nematoden beschrieben hat (vergl. La Cellule, T. 3, Pl. VII, Fig. 184, 192 u. a.).

Was die Form der Darstellung anbelangt, so ist Francotte auf die nicht ganz glückliche Idee verfallen, die für die vorliegenden Zwecke durchaus ungenügende photographische Wiedergabe zu wählen. Wenn jemand nicht von der Unsicherheit dieses Verfahrens überzeugt sein sollte, der möge in der ersten Arbeit Francottes (9) Fig. 34 auf Taf. 3 und Fig. 20 auf Taf. 1 betrachten: die erste Figur soll den wichtigen Vorgang der Ringbildung demonstrieren (vergl. 47, pag. 264), die letztere Figur, welche eigentlich so gut wie gar nichts zeigt, wird im Text (vergl. [9], pag. 22), ausdrücklich herangezogen, um die Schlussphasen der ersten Teilung vor Augen zu führen. Es ist ausserordentlich schade, dass Francotte glaubte, seiner schönen und wichtigen Arbeit diesen photographischen Ballast beizugeben, anstatt durch einige brauchbare Zeichnungen, und wären es nur schematische, den Text zu erläutern.

Die Arbeiten von Klinckowström, van der Stricht und Francotte sind, wie nochmals hervorgehoben werden soll, deshalb von besonderer Wichtigkeit, weil drei von einander unabhängige Forscher bei demselben Objekt zu entsprechenden Resultaten gelangt sind, ein Zusammen-

treffen, welches im erfreulichsten Gegensatz zu der Nicht-Übereinstimmung steht, in welcher sich die verschiedenen, Ascaris und Lilium Martagon betreffenden Angaben befinden.

An die genannten Arbeiten dürfen wir wohl auch die Untersuchung von A. Bolles Lee (20) über die Spermatogenese von Helix pomatia anschliessen. Bis auf geringe Abweichungen entsprechen nämlich die Bilder Lees durchaus denjenigen, welche vom Rath bei Gryllotalpa und Rückert bei einigen pelagischen Copepoden gesehen hat, und auch in der Deutung weicht Lee von den genannten Forschern nur darin ab, dass er die Ring- und Vierergruppen-ähnlichen Chromatinelemente nicht für vierwertig, sondern nur für zweiwertig hält.

Was zunächst die Teilungen der Ursamenzellen oder Spermatogonien anbelangt, so kommt Lee zu dem bemerkenswerten Ergebnis, dass hier die Spalthälften der 24 Chromosomen in einer dem Äquatorialplattenstadium vorangehenden Phase sich vollständig von einander entfernen und im Kernraum zerstreuen. Es erscheine demnach sehr unwahrscheinlich, das die binären Gruppen, welche späterhin in der Äquatorialplatte zu beobachten sind, den ursprünglichen Schwesterchromosomen-Paaren entsprechen, vielmehr sei anzunehmen, dass wenigstens ein Teil der ersteren sich aus je zwei heterogenen (nicht-identischen) Elementen zusammensetzt. Verf. glaubt annehmen zu dürfen, dass mit diesem Vorgang eine „gewollte“ Umgruppierung der Chromosomen verbunden sei und dass demnach die successiven Teilungen der Spermatogonien jeweils zu qualitativen Reduktionsprozessen im Sinne Weismanns führen oder wenigstens führen können.

Bei der Teilung der Spermatocyten I. Ordnung treten zunächst 24 Doppelfadensegmente auf, deren Spalthälften sich dann unter zunehmender Verdichtung zu ringförmigen Figuren zusammenschliessen. Findet die Vereinigung der beiden Spalthälften nicht an ihren Enden, sondern in ihrer Mitte statt, so kann es, da die beiden Enden jeder Spalthälfte eine kugelförmige Anschwellung zeigen, auch zur Bildung von Vierergruppen-ähnlichen Figuren kommen, allein der Verfasser glaubt dieselben nicht als wirkliche vierteilige Elemente deuten zu sollen, da die beiden Endanschwellungen jeder Spalthälfte stets durch eine chromatische Brücke miteinander verbunden bleiben.

In jedem Fall führt eine weitere Verdichtung dazu, dass sich die Ringe und ihre Homologa zu vollständig homogenen sphärischen, ovalen oder vierseitigen Körpern zusammenziehen, die sich in der Äquatorebene zusammenordnen. In der Metakinese zerlegt sich jeder derselben in zwei herz- oder V-förmige Tochterelemente und zwar anscheinend auf Grund

einer Querteilung, „sans que rien nous autorise à supposer que cette segmentation ne serait que l'achèvement de la scission longitudinale du segment nucléinien primaire, duquel ce chromosome a tiré son origine".

Die 24 Chromosomen, welche jede Spermatocyte II. Ordnung erhält, bleiben während des folgenden kurzen Ruhestadiums frei und isoliert und treten im Äquator der neuen Spindel in Form von hantelförmigen Gebilden zusammen. Eine Längsspaltung dieser Hanteln oder Stäbchen findet nach der Überzeugung des Verf. nicht statt, jedoch können die verdickten Enden „un aspect un peu bilobé" bekommen. Jedenfalls teilen sich die Chromosomen in der Metakinese der zweiten Teilung quer durch und somit erhält jeder der Enkelkerne wieder 24 Chromosomen. Es findet also nach Ansicht des Verf. eine qualitative (bei der Teilung der Spermatogonien) und eine quantitative (bei der Teilung der Spermatocyten II. Ordnung), aber keine numerische Reduktion statt.

Wie bereits erwähnt, stimmen die Resultate Lees sehr gut mit denjenigen überein, zu welchen speziell vom Rath und Rückert gelangt sind. Dass Lee zu einer anderen Deutung gelangt ist, als die anderen Forscher, hängt wohl damit zusammen, dass er schon in den Spermatogonien die nämliche Zahl von Chromosomen (24) gefunden hat, wie in den Spermatocyten, dass also anscheinend von einer numerischen Reduktion nichts zu erkennen ist. Nun wissen wir aber, dass eine scheinbare Reduktion der Chromosomenzahl an verschiedenen Stellen des generativen Zellen-Cyklus, so in den ersten Furchungsstadien und beim Auftreten der Urgeschlechtszellen, wahrgenommen werden kann. Es wäre also denkbar, dass sie auch in den Spermatogonien von Helix auftritt. Dann würden aber auch die Ringe der Spermatocyten I. Ordnung nach der Formel $\frac{a\,b}{a\,b}$ zusammengesetzt sein und der Verlauf der Spermatocyten-Teilungen würde demjenigen der Samenbildung von Gryllotalpa im wesentlichen durchaus entsprechen. Wie dem auch sei, jedenfalls hat Lee nur eine einmalige Längsspaltung finden können und ausserdem nachgewiesen, dass die zweite Teilung auf Grund einer Querteilung sich vollzieht.

Auf botanischem Gebiete liegen zur Zeit gleichfalls mehrere Befunde vor, welche für eine weitere Verbreitung des Weismannschen Reduktionsmodus sprechen. Zunächst hat Ishikawa (15) bei der Pollenbildung von Allium fistulosum beobachtet, dass die acht längsgespaltenen Chromosomen, für welche der Verf. eine Zusammensetzung nach der Formel $\left\{\begin{matrix} a\,b \\ a\,b \end{matrix}\right\}$ annimmt, sich bei der ersten Teilung in ihren Spalthälften zerlegen, und zwar mehr

nach dem homöotypischen, als nach dem heterotypischen Modus Flemmings, d. h. die Spalthälften der Chromosomen treten, ohne dass eine vorübergehende Verklebung ihrer Enden vorangegangen war, in Form von gedrungenen und verkürzten V-ern an die Pole. Während der dicentrischen Wanderung brechen diese V-er an ihrer Umbiegungsstelle durch und zerfallen so in die Einzelelemente a und b. Die so entstandenen Chromosomenpaare bilden sich nun, ehe es zur zweiten Teilung kommt, unter Verklebung der Enden der Einzelchromosomen zu Ringfiguren um und der zweite Teilungsakt verläuft demnach mehr in Form des heterotypischen Modus: es kommt dabei zu einer Verteilung der Elemente a, b, . . . auf die beiden Pole und demnach zu einer Reduktion der Chromosomenzahl.

In etwas anderer Weise beschreibt Belajeff (42) den Verlauf der beiden Teilungen bei der Pollenbildung von Iris. Nachdem bei der ersten

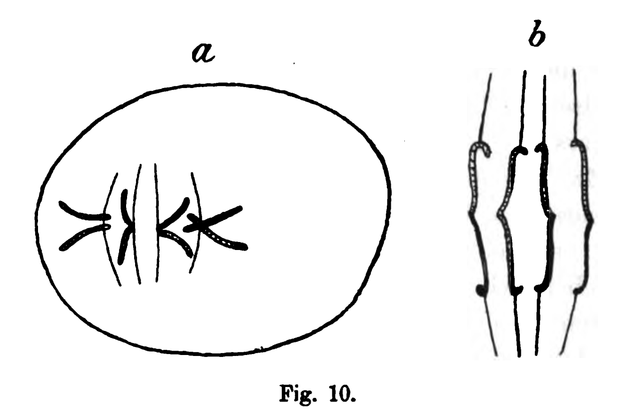


Fig. 10.

Zweiter Teilungsschritt bei der Pollenbildung (Belajeff).

Teilung eine Zerlegung der V-, Y- und X-förmigen Elemente nach dem Längsspalt stattgefunden hat, erscheinen die Chromosomen zu Beginn des zweiten Teilungsaktes wieder in der Form eines V, Y oder X, wobei jedes dieser Chromosomen als ein zweiwertiges Element von der Zusammensetzung ab gedacht wird. Bei der zweiten Teilung erfolgt nun keine weitere Längsspaltung, die Elemente erscheinen daher hier einfach und um die Hälfte dünner, als bei der ersten Teilung. Sie stellen sich nunmehr so in der achromatischen Figur ein, dass ihre beiden Schenkel nicht in die Äquatorebene, sondern in die Meridionalebene zu liegen kommen (Fig. 10a). Sodann rücken die beiden Hälften, das eine hakenförmig gekrümmte Ende voran, nach den beiden Polen auseinander (Fig. 10b) und es findet also in dieser Weise eine Zerlegung der Paare ab in ihre Einzelelemente a, b, . . . und damit eine Reduktion der Chromosomenzahl statt.

Von weiteren botanischen Beobachtungen würden noch die auf die Sporenbildung der Farne bezüglichen Befunde von Calkins (4) zu erwähnen sein. Es wurde bereits oben (pag. 859) erwähnt, dass die Calkinsschen Bilder eine geradezu überraschende Ähnlichkeit mit den Bildern des Copepoden-Kleinbläschens zeigen und dass es demnach von vornherein naheliegt, einen bei der Sporenbildung stattfindenden Reduktionsvorgang anzunehmen. Ähnliche Bilder, wie Calkins, hat auch Stevens (64) bei der Teilung der Sporenmutterzellen bekommen, im Übrigen haben indes, wie wir sahen, die Befunde Calkins von Seiten Stevens' einen Widerspruch erfahren.

Endlich seien noch Guignards Mitteilungen über die Pollenbildung der Nymphaeaceen (49) erwähnt. Bei Nymphaea alba und in noch ausgeprägterer Weise bei Nuphar luteum treten in den Prophasen der ersten Teilung ausgesprochene Vierergruppen auf, welche durch Kontraktion von einfach längsgespaltenen Chromatinsegmenten ihre Entstehung nehmen. Guignard ist die auffallende Ähnlichkeit dieser Gebilde mit den Vierergruppen der tierischen Objekte nicht entgangen, ebensowenig die interessante Erscheinung, dass die bei der zweiten Teilung von Nuphar auftretenden Elemente den Zweiergruppen des Gryllotalpa-Typus gleichen. Im übrigen sind die Chromosomen bei den von Guignard untersuchten Objekten leider zu klein, um eine genauere Untersuchung ihrer Verteilungsweise möglich zu machen, wir dürfen aber wohl die Hoffnung hegen, dass sich bei einer weiteren Durchforschung dieser Pflanzenfamilie auch Formen mit günstigeren Verhältnissen vorfinden werden.

II. Boverischer Reduktionsvorgang (Boveri, 1890).

Der von Boveri, Brauer u. a. vertretenen Auffassung liegt die nämliche Thatsache zu Grunde, wie der von vom Rath, Rückert und d. Ref. verteidigten Lehre, die Thatsache nämlich, dass die zu Beginn der Reifungsteilungen in den Keim-Mutterzellkernen auftretenden Chromatinkörper, nämlich die Vierergruppen und die ihnen homologen Gebilde, in nahezu allen genauer untersuchten Fällen in einer Anzahl zu beobachten sind, welche die Hälfte der in den Gewebszellen und im speziellen der bei der Teilung des Kopulationskerns (Furchungskerns) beobachteten Chromosomenzahl beträgt. Indem Boveri und Brauer jene Chromatinkörper als zweimal längsgespaltene Einzel-Chromosomen auffassen, kommen sie, speziell für Ascaris megalocephala (bivalens), zu folgender Vorstellung von dem Gang der Chromatin-Reduktion:

Von den vier in den Urkeimzellen enthaltenen Chromosomen-Individuen a, b, c, d werden vor dem Beginn der Reifungsteilungen, während des

„Ruhestadiums" der Keimmutterzellkerne, zwei auf irgend einer Weise, etwa durch Resorption, unterdrückt. Die zwei übrig gebliebenen a und b teilen sich auf Grund eines zweimaligen Längsspaltungsprozesses je in vier Enkelchromosomen, und die so entstandenen Vierergruppen $\begin{Bmatrix} a\ a \\ a\ a \end{Bmatrix}$ und $\begin{Bmatrix} b\ b \\ b\ b \end{Bmatrix}$ zerfallen bei dem zweimaligen Teilungsprozess je in die vier Enkel-Chromosomen. Statt der ursprünglichen Vierzahl enthält somit jede der vier Enkelzellen nur noch zwei Elemente.

Die Boverische Auffassung hat in den letzten Jahren namentlich von botanischer Seite her Unterstützung erhalten. Ehe wir jedoch auf die Untersuchungen eingehen, welche sich auf das Hauptkampfobjekt, die Liliaceen und speziell die Türkenbundlilie (Lilium Martagon), beziehen, mögen einige zoologische Arbeiten besprochen werden, welche im wesentlichen auf dem Boverischen Standpunkt stehend, gegen die Vertreter des Weismannschen Reduktionsmodus Stellung nehmen.

Es hat zunächst Moore (23), nachdem er sich schon früher in seiner Selachier-Arbeit (1893) in ähnlichem Sinne ausgesprochen hatte, abermals betont, dass, wenn der von vom Rath, Rückert und dem Ref. be schriebene Reduktionsprozess sich nicht als eine allgemeine Erscheinung herausstellt, die Beobachtungen über die Reduktionserscheinungen überhaupt höchst wahrscheinlich jede theoretische Bedeutung verlieren. Die Beobachtungen von Brauer, Moore und Meves beweisen aber nach dem Verf., dass jener Prozess keine allgemeine Verbreitung habe, wenigstens habe sich Moore selber fest überzeugt, „that so far as the maturation process in elasmobranchs was concerned, tetrad formation and reduction in Haeckers sense did not occurr." Was die Tetradenbildung bei den Selachiern anbelangt, so sei hier auf Moores eigene Figuren 40, 43 und 46 verwiesen (kopiert in Fig. 11, nächste Seite), mit dem ausdrücklichen Bemerken, dass die zwischenliegenden Figuren 41—42 und 44—45 in keiner Weise den Thatbestand zu verändern geeignet sind.

Wie ist es möglich, eine derartige Überzeugung auszusprechen, wenn die eigenen Bilder in so handgreiflicher Weise dagegen sprechen?!

Was das Fehlen der Reduktion selber bei der Samenbildung der Selachier anbelangt, so hat Ref. schon mehrfach Gelegenheit gehabt zu betonen, dass Moores Bilder keinen zweiten Längsspaltungsprozess zeigen, und es sei hier hinzugefügt, dass die Elemente der zweiten Teilung gegenüber denen der ersten „are scarcely more than half the size". Jedenfalls lassen sich also Moores Bilder gerade so gut für, wie gegen das Vorkommen einer Reduktionsteilung verwerten.

Ich wende mich zu dem dritten Teil der grossen Monographie, in welcher Carnoy in Gemeinschaft mit Lebrun (67) das Keimbläschen und die Richtungskörperbildung der „Batraciens“ (Amphibien) und zwar speziell der Urodelen (Tritonen) behandelt hat. In den beiden ersten Teilen dieses sehr ausführlichen Werkes hatten die Verf. beschrieben, dass in den jungen Eimutterzellen der primitive Nukleïnfaden der körnigen Auflösung anheim-

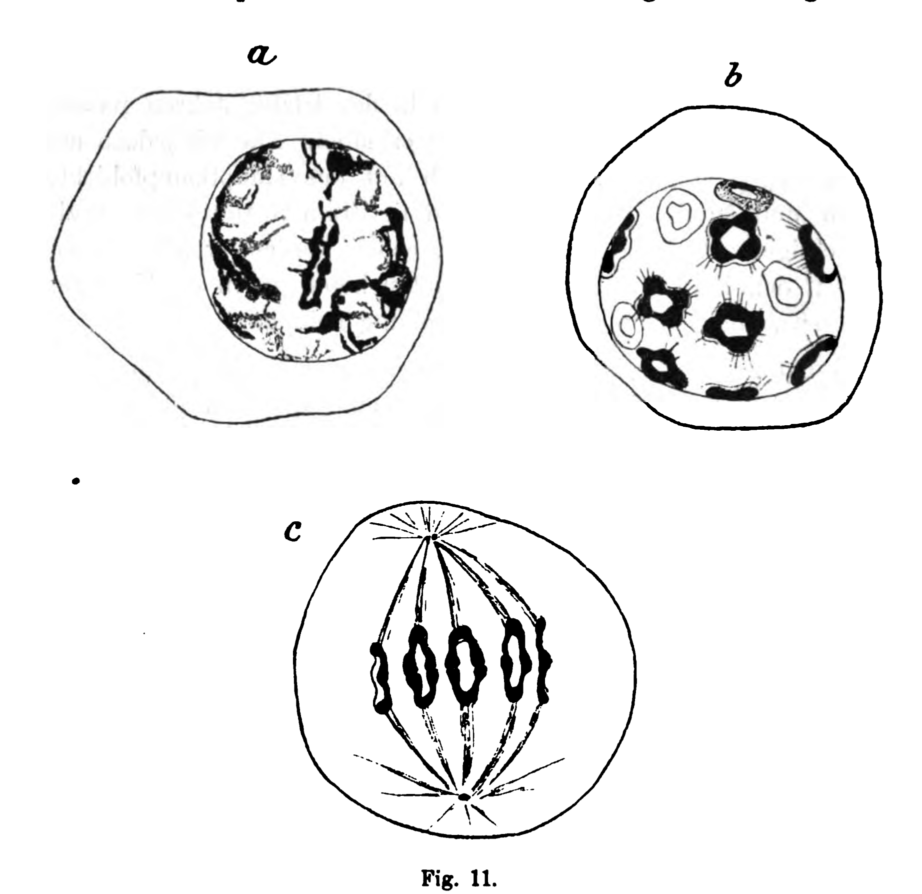


Fig. 11.

Erste Teilung bei der Samenbildung der Selachier (Moore).

fällt und vollständig verschwindet. Das Keimbläschen enthält jetzt nur noch das Karyoplasma und die Nukleolen. Zu Beginn der Eireifung lassen letztere verschiedenartige filamentöse Figuren aus sich hervorgehen, welche ihrerseits der körnigen Auflösung anheimfallen und durch eine neue Nukleolen-Generation ersetzt werden. So alternieren immer wieder Nukleolen-Generationen und figures de résolution, ohne dass die letzteren mit den vorhergehenden oder den folgenden eine morphologische Verbindung zeigen.

Es giebt in keiner Phase der Entwickelung eine Längsspaltung, wie Rückert, oder eine Querteilung, wie Born es will.

Aus den Nukleolen, sowie aus ihren successiven Umwandlungsprodukten gehen nun, wie in dem dritten Teil der Monographie ausge-

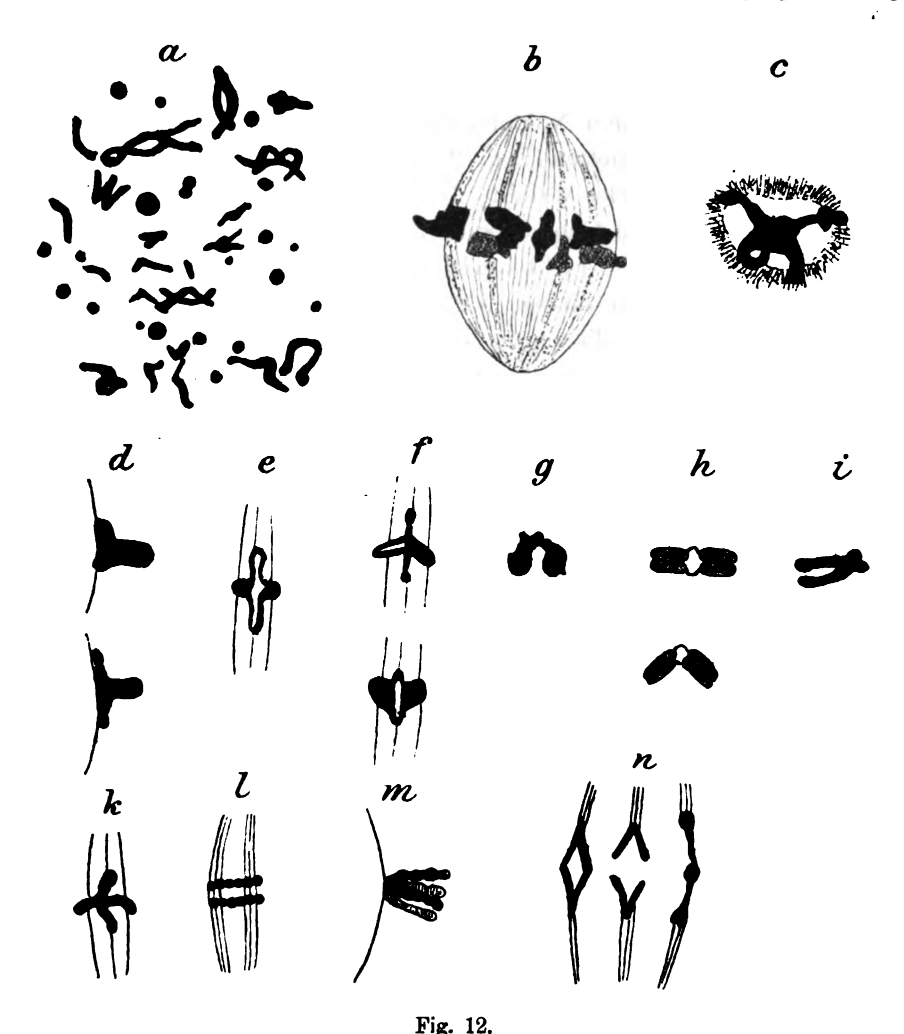


Fig. 12.

Erste Teilung bei der Samenbildung der Tritonen (Carnoy).

führt wird, Nukleïn-Elemente hervor, welche die Vorstufe für die Chromosomen der ersten Teilung bilden. In der Regel sind es die Nukleolen selber, welche sich zu jenen Nukleïnelementen umbilden (Fig. 12 a), in anderen Fällen sind es aber die figures de résolution oder die durch Zerfall der letzteren entstehenden Kügelchen und winzigen Körnchen, welche

durch Verschmelzung die genannten Elemente liefern. Während nun im Anfang die Zahl und Gestalt der Nukleïnelemente eine durchaus unregelmässige ist, kommt es in jedem der genannten Fälle auf Grund weiterer Verschmelzungen zur Bildung von zwölf Chromosomen, welche nach und nach, während ihrer Einstellung in den Spindeläquator, eine blockähnliche Gestalt erlangen (Fig. 12 b). Dieser Bildungsmodus kann aber insoferne noch eine weitere Modifikation erleiden, als in manchen Fällen jene transitorischen Nukleïnelemente mit einander zu einer homogenen Masse verschmelzen (Fig. 12 c), welche ihrerseits wieder successive in die 12 Chromatinblöcke zerfällt. Es folgt aus dem bisherigen, dass die Chromosomen komplexe Gebilde sind und dass sie neue morphologische Wesen darstellen, welche nicht mit den primitiven Chromosomen der Ovocyten identifiziert werden dürfen. „Cette genèse est assurément merveilleuse; on n'en connaissait pas d'exemple jusqu'à présent."

Die so gebildeten Elemente erleiden nun eine kreuzweise verlaufende doppelte Längsspaltung. Die erste (äquatoriale) Längsspaltung nimmt an dem der Spindel zugekehrten Ende der Blöcke ihren Anfang und schreitet gegen die Spitze des Stiels vor: so entstehen die von anderen, namentlich botanischen Objekten her bekannten zweilappigen Chromosomen Fig. 12 d). Hierauf erfolgt die zweite, in einer die Spindelachse durchschneidenden Ebene sich vollziehende axiale Längsspaltung, welche zur Bildung der gleichfalls bekannten Doppel = Ω führt (Fig. 12 e). Auf Grund eines rückläufigen Prozesses werden dann weiterhin die längs der Spindelfasern sich erstreckenden Partien dieser „oiselets" zu Gunsten der äquatorial gelegenen „Flügel" einbezogen (Fig. 12 f), bis schliesslich U-förmige Gebilde entstehen, deren Schenkel aus den vergrösserten „Flügeln" bestehen (Fig. 12 g)[1]). Diese Schenkel setzen sich aus je zwei, von der äquatorialen Längsspaltung herrührenden Spalthälften zusammen, und demnach repräsentieren die U-förmigen Gebilde nach Carnoy die Vierergruppen oder Tetraden (vergl. die schematische Figur 12 h).

Eine weitere Metamorphose besteht darin, dass sich die U's in ihre beiden Schenkel zerlegen, von denen jeder aus einem der Flügel besteht und demnach, wenn auch von einer Längsspaltung in diesem Stadium gewöhnlich nichts zu erkennen ist, als eine Dyade zu betrachten ist (Fig. 12 i). Die beiden Dyaden, welche bisher, entsprechend der Anordnung der U's, beide in der Äquatorebene gelagert hatten, beginnen sich sodann in axialem

---

1) In blütenreicher, uns ungewohnter Sprache schreiben die Verfasser von diesen oiselets: „Ces figures sont d'une ravissante beauté; on ne se lasse pas de contempler ces admirables oiselets qui semblent prendre leur essor pour se dérober aux regards de l'observateur indiscret. Leur vie, hélas! n'est pas de longue durée".



Sinne übereinander zu legen, ein Umordnungsprozess, der vorübergehend zur Bildung kreuzförmiger Figuren führt (Fig. 12 k). Nach erfolgter Überlagerung (Fig. 12l) biegen sich die beiden stäbchenförmigen Dyaden abermals zu V-ähnlichen Figuren um (Fig. 12 m) und liefern schliesslich, unter Berührung ihrer Enden, die rautenförmigen Gebilde der metakinetischen Phase (Fig. 12n). Bei der dicentrischen Wanderung rücken die beiden V's auseinander, wobei sich jedoch zuweilen auf der einen Seite der Durchbruch im Äquator verspätet (Fig. 12n).

Die an die Pole getretenen Schleifen rücken dicht aneinander, ohne dass es jedoch zur Wiederherstellung eines Fadens kommt. Zu Beginn der zweiten Teilung strecken sich die V's, die (äquatoriale) Längsspaltung wird wieder sichtbar und, nachdem sich abermals vorübergehend V- und kreuzförmige Figuren gebildet haben, rangieren sich die Elemente in der Weise, dass je eine Spalthälfte auf jede Seite der Äquatorebene zu liegen kommt. Dann erfolgt die dicentrische Wanderung.

Alles in Allem würden also bei den Tritonen die Elemente der ersten Reifungsteilung einem doppelten Längsspaltungsprozess ihre Entstehung verdanken, so dass also der Verlauf der Teilungen im wesentlichen dem Boverischen Reduktionsmodus entsprechen würde. Im übrigen konstatiert Carnoy, dass folgende Theorien durch seine Befunde widerlegt werden: „Die Permanenz und Individualität der Chromosomen (Boveri, Wilson u. s. w.), die Bivalenz der Chromosomen und die Scheinreduktion (Häcker, vom Rath, Rückert), die Herstellung der Reduktion vor der Bildung der Vierergruppen, im Augenblick, wo sich die Zahl der Chromosomen um die Hälfte verringert (Boveri), die fundamentale Verschiedenheit zwischen der Längs- und Querteilung (Weismann), endlich, die Notwendigkeit des Eintritts einer Querteilung, um die qualitative Reduktion herbeizuführen (Weismann)."

Es fragt sich, sollen wir uns bei dieser allgemeinen Niederlage beruhigen?

Carnoy tritt zu Anfang seiner Arbeit dem Vorwurf entgegen, dass seine Bilder nicht naturgetreu seien, und beruft sich dabei auf das Zeugnis R. Ficks, der eine Anzahl von Präparaten durch persönlichen Augenschein zu prüfen die Gelegenheit hatte. Es ist dem Ref. nicht bekannt, von welcher Seite ein derartiger Vorwurf gegen Carnoy erhoben worden ist, auch möchte Ref. seinerseits in keiner Weise die Richtigkeit der Abbildungen bezweifeln, im Gegenteil, er möchte seiner Bewunderung über die ausserordentliche Feinheit der Carnoyschen Zeichnungen unverhohlenen Ausdruck geben. Damit möchte aber Ref. in keiner Weise behaupten, einmal, dass er in die angewandte Fixierungs-Methode (Gilsonsche

Sublimatmischung) ein unbedingtes Vertrauen setze (vergl. z. B. Fig. 12 c), und andererseits, dass er die von Carnoy angenommene Reihenfolge der Stadien oder gar die ganze Deutung der beobachteten Erscheinungen für eine definitive halte.

Es liegt ausserhalb des Rahmens dieses Referats, auf die Carnoysche Lehre von dem Zusammenhang der fädigen und nukleolären Strukturen des Keimbläschens kritisch einzugehen. Hier möge nur betont werden, dass bezüglich der Entstehungsweise der Chromatin-„Blöcke", namentlich auch in der Leugnung des regelmässigen Vorkommens von Doppelfadensegmenten als Vorstufen der kompakteren Gebilde, die beiden Verf. die überwiegende Mehrzahl der Forscher als Gegner finden werden. Was dann speziell die Entstehung der Doppel-Ω-Figur (Fig. 12 c) anbelangt, so möchte Ref. es mit Entschiedenheit bezweifeln, ob die Carnoyschen Bilder wirklich zu der Annahme eines doppelten Längsspaltungsprozesses zwingen. Wenn man die genannten Bilder und dann wieder die metakinetischen Figuren (Fig. 12 n) zusammenstellt mit den absolut sicheren Befunden bei anderen Objekten, bei welchen ganz entsprechende Figuren in ganz anderer und viel einfacherer Weise ihre Entstehung nehmen — es sei hier nur wieder an die oben kopierten Mooreschen Figuren, Fig. 11, erinnert —, so wird man derartigen Zweifeln ein gewisses Mass von Berechtigung kaum absprechen dürfen. Im übrigen sei bezüglich dieses Punktes auf die folgende Besprechung der botanischen Befunde verwiesen.

Im übrigen ist zu bedauern, dass die Verfasser auch in dieser Arbeit auf die Litteratur nicht genügend Rücksicht nehmen: die ihnen entgegenstehenden Arbeiten von Klinckowström, van der Stricht und Francotte werden, obwohl sämtlich in den Jahren 1897 und 1898 erschienen, vollkommen ignoriert.

Wir wenden uns nun zu dem vielumstrittenen botanischen Objekt, zu den Liliaceen. Wir müssen dabei, um den Kernpunkt der Streitfrage vollkommen übersehen zu können, auf einige vor dem Jahre 1897 erschienene Arbeiten zurückgreifen.

Nachdem zuerst Guignard[1]), sowohl für die Pollen-, als für die Embryosackbildung der Liliaceen, das den Befunden bei Ascaris gleichlautende Ergebnis festgestellt hatte, dass die „numerische Reduktion" bereits in den Mutterzellkernen auftrete, brachte Belajeff[2]) sowohl von

1) L. Guignard, Nouvelles études sur la fécondation. Ann. Sc. Nat. Bot. T. 14. 1891.
2) W. Belajeff, Zur Kenntnis der Karyokinese bei den Pflanzen. Flora, Ergänzung. 1894.



der Pollenbildung von Larix, als von derjenigen verschiedener Liliaceen eine Anzahl von Abbildungen, welche, wegen der eigenartigen Beschaffenheit der Chromatinfiguren, geeignet waren, aufs Neue die Aufmerksamkeit der Cytologen auf die ersten Phasen der Pollenreife zu lenken (Fig. 13 a—d). Gleichzeitig wurde in den botanischen Kreisen durch den von Strasburger[1]) in Oxford gehaltenen Vortrag und wohl auch durch eine vom Ref.[2]) an Strasburger gerichtete Erwiderung das theoretische Interesse an der Frage nach der Chromatinreduktion erhöht und es wurden damit die ersten Kontroversen über diesen Gegenstand eröffnet. Während nämlich Strasburger für die Angiospermen die Ansicht vertrat, dass die Reduktion der Chromosomen schon in den Kernen der Pollen- und Embryosackmutterzellen beim Eintritt in die erste Teilung Platz greife, wies Ref. auf die grosse Ähnlichkeit der von den Botanikern

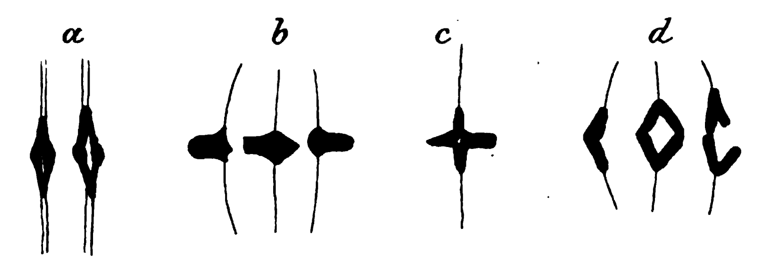


Fig. 13.

Chromatinelemente der ersten Teilung der Pollenmutterzellen (Belajeff).

a von Larix, b von Lilium candidum, c und d von Fritillaria Meleagris.

und Zoologen für jene Stadien gegebenen Bilder hin und glaubte die Aufmerksamkeit der Untersucher auf die Frage lenken zu müssen, ob nicht etwa auch bei den botanischen Objekten nur eine Scheinreduktion vorliege.

Bald darauf gab Strasburger[3]), indem er Belajeffs Objekte wiederaufnahm, eine erste genauere Darstellung des Verlaufs der beiden Teilungen der Pollenreife (Fig. 14)[4]). Danach vollzieht sich in den Prophasen der ersten Teilung eine erste (Fig. 14, *2*) und während der Metakinese desselben Teilungsaktes eine zweite Längsspaltung, und zwar

1) E. Strasburger, The Periodic Reduction of the number of the Chromosomes in the Life-History of Living Organisms. Ann. Bot. Vol. 8. 1894; übers. im Biol. Centralbl. Bd. 14. 1894.

2) V. Häcker, The Reduction of the Chromosomes in the Sexual Cells as described by Botanists: A reply to Professor Strasburger. Ann. Bot. Vol. 9. 1895.

3) E. Strasburger, Karyokinetische Probleme. Pringsh. Jahrb. Bd. 28. 1895.

4) Ein Teil der folgenden schematischen Figuren ist einer Arbeit Guignards (76) entnommen.

letztere in einer Ebene, welche senkrecht ist zur Ebene der ersten Längsspaltung. So entstehen zwei Paare von parallelen Stäbchen (Fig 14, *3, 3'*). Nunmehr beginnt die dicentrische Wanderung und zwar, da der zweite Längsspaltungsprozess nur an den äusseren Enden der Chromosomen zu einem Auseinanderklaffen der Spaltprodukte führt, an den inneren dagegen nicht zur Durchführung kommt, unter Bildung von Figuren, welche die Gestalt eines Doppel-V (Fig. 14, *4, 4'*) haben. Indem sich dann diese Doppel-V in ihre beiden Hälften zerlegen, tritt die Figur in die Dyasterphase ein (Fig. 14, *5, 5'*). Bei der Rekonstitution der Tochterkerne ver-

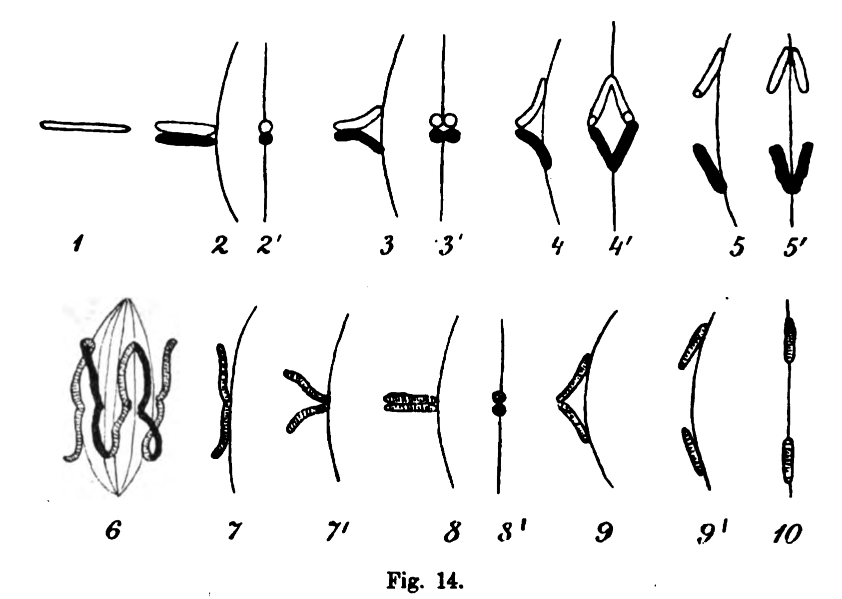


Fig. 14.

Erste und zweite Teilung bei der Pollenbildung von Lilium und Larix nach Strasburger (aus Guignard).

schmelzen die Chromosomen mit ihren freien Enden und stellen so wieder einen zusammenhängenden Kernfaden her.

Bei der zweiten Teilung orientiert sich nun der letztere so, dass von seinen Umbiegungsstellen die einen in die Gegend der Pole, die anderen in den Spindel-Äquator zu liegen kommen (Fig. 14, *6*). Zunächst erfolgt ein Durchbruch in den ersteren Stellen (Fig. 14, *7*), worauf dann die aus je zwei Stücken bestehenden Chromosomen sich zu V-ern und Doppelstäbchen umbilden (Fig. 14, *7, 7', 8, 8'*). Ihrer ganzen Entstehung nach entsprechen die beiden Stücke der einzelnen Chromosomen den Schenkeln der V-er der ersten Teilung und so vollzieht sich denn der zweite Teilungsakt auf Grund des zweiten, in der Metakinese der ersten Teilung erfolgten Längsspaltungsprozesses.

Um die nämliche Zeit haben Farmer und Moore[1]) die Veränderungen der Chromatinelemente einerseits bei der Pollenbildung der Liliaceen, andererseits bei der Samenbildung der Tritonen miteinander verglichen, und sind zu dem Resultat gekommen, dass den Chromatin-Figuren, welche jeweils bei den ersten Teilungsprozessen wahrzunehmen sind, ein einmaliger Längsspaltungsprozess zu Grunde liegt, und dass ihre verschiedene Gestalt daher rührt, dass die Doppelfadensegmente, die sich vielfach zu Ringen und Achterfiguren zusammenschliessen (Fig. 15a), bald mit ihrer Mitte (Fig. 15b), bald nur mit einem ihrer Enden den Spindelfasern sich anlegen (Fig. 15c). In ersterem Fall können ausserdem noch schleifen-

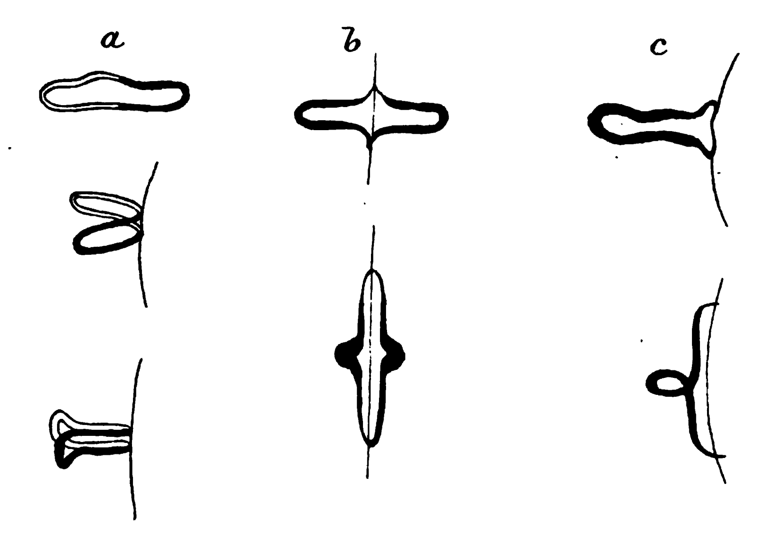


Fig. 15.

Erste Teilung bei der Pollenbildung der Liliaceen (Farmer und Moore).

förmige Umbiegungen und streckenweise Verklebungen der Schleifenschenkel hinzutreten, wodurch dann die zweilappigen Formen der übrigen Autoren zu stande kommen.

Zu ähnlichen Resultaten, bezüglich der Entstehung der Chromatinfiguren der ersten Teilung, gelangte Miss Sargant in ihrer ersten, die Embryosackbildung von Lilium Martagon betreffenden Arbeit[2]). Die zwölf Chromatinsegmente entstehen hier auf Grund einer Segmentierung des frühzeitig längsgespaltenen Kernfadens. Die beiden Spalthälften legen sich

---

[1]) J. B. Farmer und J. E. S. Moore, On the essential Similarities existing between the heterotype nuclear Divisions in Animals and Plants. Anat. Anz. 11. Bd. 1896.

[2]) E. Sargant, The Formation of the Sexual Nuclei in Lilium Martagon. I. Oögenesis. Ann. Bot. Vol. 10. 1896.

unter zunehmender Kontraktion dicht zusammen und schlingen sich dabei mehrfach umeinander. Jede einzelne Spalthälfte zeigt vorübergehend eine doppelte Reihe von Chromatinkörnchen (Fig. 16), um dann späterhin wieder vollkommen homogen zu werden. Ob daher diese zweite Spaltung im reifen Chromosom persistiert und sich etwa bis zur zweiten Teilung forterhält, ist unsicher, jedenfalls glaubt aber die Verfasserin, dieses Vorkommnis mit den bekannten Befunden Brauers bei der Samenbildung von Ascaris vergleichen zu dürfen. Bei der dicentrischen Wanderung der Elemente scheinen die V-förmig sich umbiegenden Spalthälften in ihren Winkeln durchzubrechen, eine Erscheinung, welche auch von Dixon bei der Pollenbildung von Lilium longiflorum und von Ishikawa bei derjenigen von Allium in der entsprechenden Phase der ersten Teilung beobachtet wurde und von Wilson und dem Ref. späterhin als ein Hinweis auf eine Bivalenz der Elemente gedeutet wurde[1]). Bei der zweiten Teilung wurde im Spirem abermals eine Art Längsspaltung beobachtet, doch blieb es, wie gesagt, unsicher, ob diese etwas mit der vorhin beschriebenen zweireihigen Anordnung der Chromatinkörnchen zu thun hat. In der Äquatorialplatte der zweiten Teilung treten speziell im mikropylaren Kern wiederum zwölf längsgespaltene Chromosomen auf, während im chalazalen Kern deren ungefähr 24 beobachtet wurden. Jedenfalls findet auch nach Sargant eine zweite Längsspaltung statt.

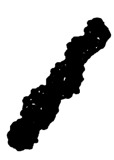


Fig. 16.
Doppelte Längsspaltung d. Chromatinelemente (Sargant).

Zum Schlusse möge noch bemerkt werden, dass sich in der Sargantschen Arbeit (pag. 450) wertvolle biologische Notizen vorfinden, welche eine Auffindung der verschiedenen Teilungsphasen ermöglichen.

Wieder in etwas anderer Weise wurde sodann die Pollenbildung verschiedener Liliaceen, speziell von Lilium Martagon, von einem Schüler Strasburgers, Mottier (24), beschrieben. Danach findet vor der ersten Teilung eine einmalige Längsspaltung (Fig. 17a) und die Bildung von U-förmigen Doppelfadensegmenten (Fig. 17b) statt. Auch nach Mottier führen zeitweise Verschmelzungen der beiden Schenkel dieser U-Formen zur Bildung von Y-förmigen Figuren (Fig. 17c), in ähnlicher Weise, wie dies von Farmer und Moore beschrieben wurde. Spätere Komplikationen werden durch mannigfache Verflechtung der beiden Spalthälften herbeigeführt. In jedem Fall trennen sich bei der dicentrischen Wanderung die beiden V-förmig erscheinenden Spalthälften (Fig. 17d, e). Vor der nächsten

[1]) Vergl. hierzu 13. pag. 739 f.

Teilung erfolgt keine weitere Längsspaltung, vielmehr zerlegen sich die V-er in ihren Winkeln (Fig. 17f—h) und die beiden so entstehenden Einzelchromosomen, die also durch Querteilung der Schleifen der ersten Teilung ihre Entstehung nehmen würden, wandern in entgegengesetzter Richtung an die Pole (Fig. 17i—l). Strasburger selbst (31) kam denn auch im Hinblick auf die Ergebnisse Mottiers zu dem Schluss, dass die Verhältnisse bei den Liliaceen im wesentlichen mit den Befunden bei der Eireifung der Copepoden übereinstimmen. Er hielt es auch für möglich, dass die Elemente der ersten Teilung, wenigstens in physiologischem Sinne, als zweiwertig zu betrachten sind und dass sich demnach der Verlauf der

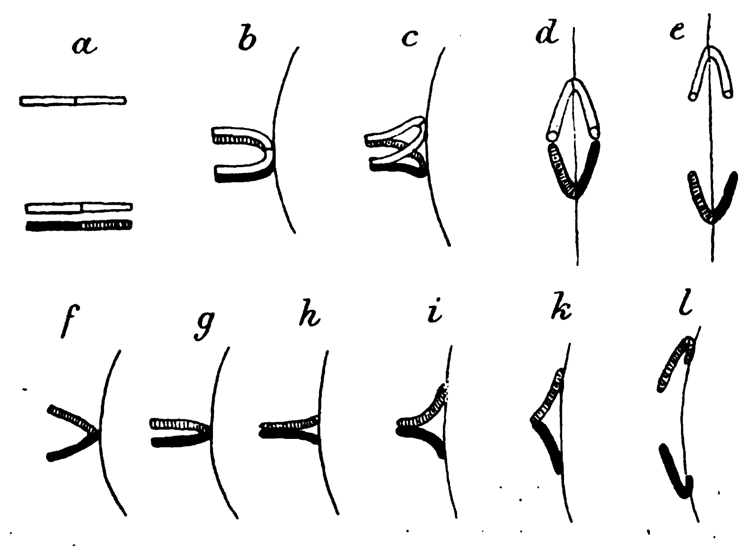


Fig. 17.

Erste und zweite Teilung bei der Pollenbildung der Liliaceen nach Mottier (aus Guignard).

beiden Teilungen in der Weise gestaltet, wie es das beifolgende Schema darstellt.

So schien denn eine Übereinstimmung zwischen den Befunden bei den Liliaceen und bei den Copepoden hergestellt und auch für die Pollenbildung der ersteren das Vorkommen einer Weismannschen „Reduktionsteilung“ konstatiert zu sein. Leider bestand diese Übereinstimmung nicht lange. Die Beobachtungen, welche Mottier (25) bezüglich der Embryosackbildung von Lilium Martagon machte, führten nämlich Strasburger und Mottier (34) dazu, aufs neue die Pollenbildung in Angriff zu nehmen. Was zunächst Mottiers (25) Befunde am Embryosack von Lilium anbelangt, so stellt dieser Forscher bezüglich der ersten Teilung fest, dass die-

selbe eine heterotypische ist und dass sie vollständig mit der ersten Kernteilung der Pollenbildung übereinstimmt. „Nur in einem einzigen Falle besassen die Tochterchromosomen die Form gerader Stäbchen mit leicht umgebogenem einem Ende. In dieser Spindel konnte ich statt 24 44 Chromosomen zählen. Es lag hier allem Anschein nach ein ungewöhnlicher Fall vor mit ausgebliebener Zahlenreduktion der Chromosomen und mit einer gewöhnlichen, an Stelle einer heterotypischen Kernteilung.“ Beim zweiten Teilungsschritt verläuft die Teilung des oberen Kernes auffallend verschieden von der ersten heterotypischen Teilung: es treten die schon früher von Strasburger beschriebenen, parallel zur Spindelachse ver-

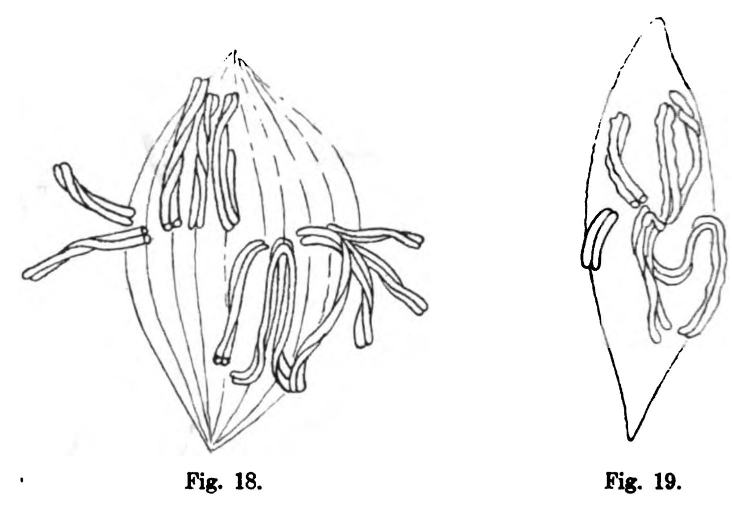


Fig. 18. Fig. 19.

Fig. 18. Zweiter Teilungsschritt im Embryosack von Lilium candidum. Unterer Kern (Mottier).

Fig. 19. Zweiter Teilungsschritt bei der Pollenbildung von Lilium Martagon (Strasburger und Mottier).

laufenden Fadenwindungen auf, und Mottier konnte deutlich an denselben eine Längsspaltung beobachten (Fig. 18).

Die neueste Arbeit von Strasburger und Mottier (34) stellt zunächst die weitgehende Ähnlichkeit fest, welche die Teilungsfiguren sowohl des ersten, als auch des zweiten Teilungsschrittes einerseits bei der Pollen-, andererseits bei der Embryosackbildung zeigen, und weist dann ferner nach, dass auch bei der Pollenbildung (speziell von Lilium Martagon) noch vor der Trennung des Kernfadens in die einzelnen Chromosomen eine Längsspaltung desselben festzustellen ist (Fig. 19).

Um dieselbe Zeit trat auch Miss Sargant (28) mit dem zweiten, die Pollenbildung von Lilium Martagon betreffenden Teile ihrer Arbeit hervor.

In Übereinstimmung mit Farmer, Moore, Strasburger und Mottier kommt die Verfasserin zu dem Ergebnis, dass bei der ersten Teilung nur der erste Längsspaltungsprozess eine Rolle spielt (Fig. 20). Allerdings wurde auch bei der Pollenbildung genau wie bei der Embryosackbildung desselben Objektes, an den Spalthälften der Doppelfadensegmente eine zweireihige Anordnung der Chromatin-Körnchen wahrgenommen, „exactly resembling that which preceded the complete fission of the whole chromosome"; allein es scheint, dass diese zweite Spaltung jedenfalls während der ersten Teilung nicht zur Durchführung kommt. Bei der dicentrischen Wanderung der Chromosomen findet auch hier, den Bildern Miss Sargants (l. c. Fig. 13) zufolge, eine Zerlegung der V-förmigen Schleifen in ihre Schenkel statt, jedoch wird dieses Vorkommnis in einer Nachschrift Wilson 'gegenüber in Abrede gestellt. Die zweite Teilung wird nun aufs neue durch eine Längsspaltung der Chromatinfäden eingeleitet, doch

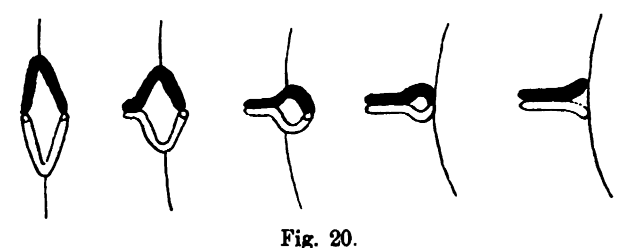


Fig. 20.

Erste Teilung bei der Pollenbildung von Lilium Martagon (Sargant).

scheinen der Verfasserin keine so deutlichen Bilder vorgelegen zu haben, wie Mottier. Im speziellen lässt sie es auch unentschieden, ob die hier auftretende Spaltung etwas mit der in den Vorstadien der ersten Teilung beobachteten zweireihigen Anordnung der Chromatinkörnchen zu thun hat, oder ob sie de novo auftritt.

Inzwischen waren die bereits früher besprochenen Arbeiten von Calkins (4), Ishikawa (15) und Belajeff (42) erschienen und so hielten sich die gegenteiligen Ansichten auch auf botanischem Gebiet eine Zeit lang die Wage. Das laufende Jahr 1899 schien nun aber aufs neue und zwar von zwei Seiten her den Gegnern der Reduktionslehre Sukkurs zu bringen.

In Najas major (Nixenkraut), einer mit Potamogeton (Laichkraut) verwandten Wasserpflanze, hat Guignard (76) ein, namentlich wegen der geringen Chromosomenzahl ausserordentlich günstiges Objekt aufgefunden und damit in höchst dankenswerter Weise ein neues Material in den Kreis der botanischen Untersuchungen hereingezogen. Der Verlauf der ersten Teilungen bei der Pollenbildung ist bei Najas folgender: die

Segmentierung des Chromatinfadens der Mutterzellenkerne führt zur Bildung von nur sechs längsgespaltenen Chromosomen, deren Spalthälften an dem einen oder an beiden Enden häufig mit einander verklebt sind. Während einer gewissen Zeit ordnen sich auch hier (wie bei Ascaris nach Brauer und bei Lilium nach Miss Sargant) in jeder Spalthälfte die Chromatinkörnchen innerhalb des Linins in zwei Reihen an, in derselben Weise, wie dies zu Beginn der ersten Längsspaltung der Fall ist. Diese zweireihige Anordnung wird indessen auch bei diesem Objekt bei zunehmender Kontraktion der Elemente wieder unsichtbar, um erst im metakinetischen Stadium beim Auseinanderweichen der primären Spalthälften wieder sich geltend zu machen. Um die gleiche Zeit nämlich, in

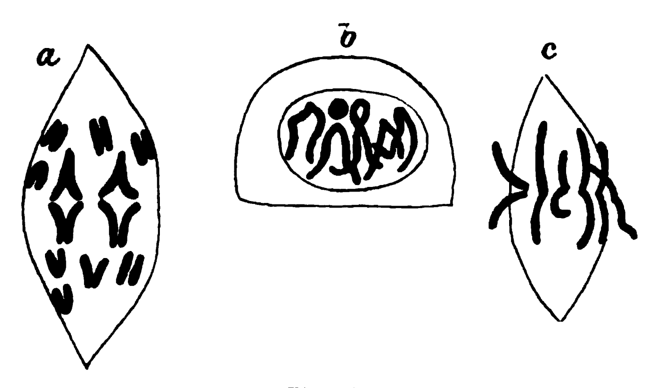


Fig. 21.

Pollenbildung von Najas (Guignard).

a erste, b und c zweite Teilung.

welcher diese letzteren sich trennen, isoliren sich auch die beiden (sekundären) Stäbchen, aus welchen sich jede derselben zusammensetzt, und zwar beginnt diese Trennung zuerst an den gegen die Peripherie gerichteten Enden der Stäbchen. So bilden denn die beiden (sekundären) Stäbchen jeder Spalthälfte eine V-förmige Figur, deren beide Schenkel an den Polenden vorübergehend verklebt erscheinen, dann aber, im Dyasterstadium, unter Aufhebung dieser Verklebung sich parallel neben einander legen (Fig. 21 a). Bei der unmittelbar folgenden zweiten Teilung erscheinen zunächst sechs Chromosomen, welche aus je zwei gleichen Ästen zusammengesetzt sind, welch letztere den beiden Schenkeln der V-Figuren der ersten Teilung entsprechen (Fig. 21 b). Diese {-förmigen Figuren stellen sich dann in der von den übrigen pflänzlichen Objekten bekannten Weise zunächst parallel zur Spindelachse ein (Fig. 21 c), später legen sich die beiden Äste

über einander (Fig. 21 c, linkes Chromosom), um sodann in der metakinetischen Phase nach den beiden Polen auseinanderzurücken. Das eigentliche Merkmal der zweiten Teilung besteht also in der einfachen Trennung der beiden sekundären Stäbchen jeder primären Spalthälfte.

Zu ganz ähnlichen Resultaten ist nun zuletzt auch Grégoire (72, 73) ein Schüler Carnoys, bei einer abermaligen Bearbeitung der Pollenbildung der Liliaceen gekommen. Auch Grégoire konnte, wie Brauer, Miss Sargant und Guignard, zuweilen in einer gewissen Periode an den beiden Spalthälften der Doppelfadensegmente „deux rangées parallèles de granules, laissant entre elles, par endroits, une fente bien apparente" erkennen und zweifelt nicht daran, dass es sich hier um die Anlage eines zweiten Längsspaltungsprozesses handelt. Grégoire bemerkt, dass er diese zweite Längsspaltung nicht oft bemerkt habe und führt dies darauf zurück, dass die Chromosomen häufig sehr frühe aus der körnigen in die homogene Beschaffenheit übergehen. Die Chromosomen legen sich nunmehr an die Spindel an und zwar entweder mit einem ihrer Enden (Fig. 22 a) oder aber mit einem der Chromosomenmitte mehr oder weniger nahe gelegenen Punkte (Fig. 22 b). In ersterem Falle erfährt jede Spalthälfte eine unvollständige Längsspaltung, infolge deren sie beim Auseinanderweichen an die Pole eine V-förmige Gestalt annimmt (Fig. 22 a′), in der Art, wie es von Strasburger (in seiner ersten Mitteilung) und von Carnoy und Lebrun (für die Tritonen) beschrieben wurde. Im letzteren Fall biegen sich die Spalthälften selber beim Auseinanderweichen an die Pole V-förmig um und auf Grund der nun erfolgenden zweiten Längsspaltung zerlegt sich jedes V, mehr oder weniger vollständig in zwei dicht nebeneinander gelagerte V (Fig. 22 b′). Jedenfalls treten zu Beginn der zweiten Teilung die nämlichen Chromosomen wieder auf und ihre Verteilung erfolgt in der Weise, dass die Produkte der nunmehr durchgeführten zweiten Längsspaltung nach den Polen auseinander rücken.

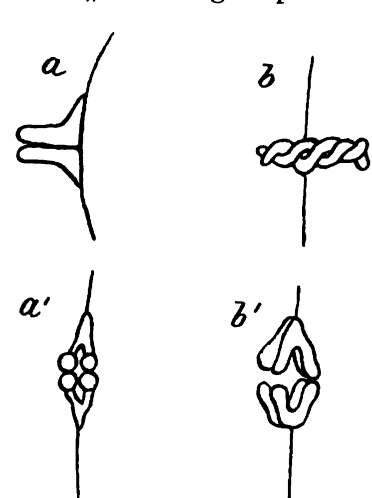


Fig. 22.
Pollenbildung der Liliaceen, erste Teilung (Grégoire).

Wenn wir auf die Befunde der Botaniker und zwar speziell auf diejenigen, welche das Auftreten einer zweiten Längsspaltung er-

mittelt haben, zurückblicken, so konstatieren wir ohne weiteres eine ganze Reihe von wichtigen und teilweise prinzipiellen Verschiedenheiten in der Darstellung. Dies wird aus folgender übersichtlicher Zusammenstellung hervorgehen:

	Objekt	Auftreten der zweiten Längsspaltung	Natur der Doppel-V der ersten Teilung	Natur der {-Figuren der zweiten Teilung
Strasburger (1895)	Pollenbildung von Larix und Lilium	Metakinese der ersten Teilung	jede V wird durch zwei sekundäre Spalthälften gebildet (Fig. 14, 4′)	die Klammern werden durch die hinter einander gereihten sekundären Spalthälften gebildet; sie sind ungespalten (Fig. 14, 6)
Farmer und Moore (1896)	Pollenbildung der Liliaceen	? vor der zweiten Teilung	durch eine primäre Spalthälfte (Fig. 17, d)	?
Sargant (1896)	Embryosackbildung von Lilium Martagon	Vorstadien der ersten Teilung	durch eine primäre Spalthälfte	?
Mottier (1897)	Embryosackbildung von Liliaceen	bei der zweiten Teilung	durch eine primäre Spalthälfte	werden durch die primären Spalthälften gebildet und sind längsgespalten (Fig. 18)
Strasburger und Mottier (1897)	Pollenbildung von Liliaceen	bei der zweiten Teilung	durch eine primäre Spalthälfte	werden durch die primären Spalthälften gebildet und sind längsgespalten
Sargant (1898)	Pollenbildung von Lilium Martagon	Vorstadien der ersten Teilung	durch eine primäre Spalthälfte	werden durch die primären Spalthälften gebildet und sind längsgespalten
Guignard (1899)	Pollenbildung von Najas	Vorstadien der ersten Teilung	durch zwei sekundäre Spalthälften	werden durch die sekundären Spalthälften gebildet und sind nicht gespalten
Grégoire (1899)	Pollenbildung von Liliaceen	Vorstadien der ersten Teilung	durch zwei sekundäre Spalthälften oder durch eine primäre	werden durch die sekundären Spalthälften gebildet und sind nicht gespalten

Wenn wir die hier aufgezählten, hauptsächlich auf die Liliaceen bezüglichen Befunde mit den übrigen botanischen Befunden von Belajeff, Ishikawa, Calkins, Guignard u. a. zusammenhalten, so treten, wie der Ref. glaubt, drei Thatsachen als erwiesen hervor:

1. In der Äquatorialplatte der ersten Teilung haben sowohl bei der Pollen-, als bei der Embryosackbildung stark verdichtete, zweilappige, block- oder kreuzförmige Elemente eine weite Verbreitung. In der Metakinese nehmen sie die Form eines Doppel-V oder eines Doppel-Ω an.

2. In vielen Fällen ist an den einzelnen Spalthälften der Doppelfadensegmente, aus welchen die genannte Chromatinkörper hervorgehen, eine zweireihige Anordnung der Chromatinkörper wahrzunehmen (Sargant, Guignard, Grégoire).

3. Bei der zweiten Teilung haben klammer- ({-) förmige Figuren eine weite Verbreitung. Dadurch unterscheidet sich die zweite Teilungsfigur in ihrer ganzen Habitus ganz wesentlich von der ersten.

Wenn wir uns nun noch einmal umsehen, in welcher Weise diese verschiedenen Thatsachen von den Vertretern des doppelten Längsspaltungsprozesses gedeutet werden, so wird es niemand entgehen, dass hier ganz unversöhnliche Meinungsverschiedenheiten bestehen. Dieselben betreffen vor allem die Rolle, welche der zweite Längsspaltungsprozess bei der Bildung der Doppel-V der ersten Teilung und anderseits beim Auftreten der Klammern des zweiten Teilungsschnittes spielt.

Nach den einen Forschern stellen die Einzel-V je eine primäre Spalthälfte dar (Fig. 17, b—d), nach den anderen setzt sich jede V aus zwei sekundären Spalthälften zusammen (Fig. 14, *3'—5'*). Demnach würde nach den einen der zweite Längsspaltungsprozess ohne direkten Einfluss auf den Gang des ersten Teilungsschrittes sein, nach den anderen würde er schon während dieser ersten Teilung bei der Verteilung der Chromatinmasse eine ganz wesentliche Rolle spielen.

Ein ganz ähnlicher Widerspruch liegt bezüglich der zweiten Teilung vor. Berücksichtigen wir auch hier wieder nur die Vertreter des zweiten Längsspaltungsprozesses, so sind nach den einen die beiden Klammerhälften das thatsächliche Produkt der zweiten Längsspaltung (Fig. 14, 6—7), nach den anderen tritt diese erst an den Klammern selber hervor (Fig. 18—19).

Es wird wohl als wahrscheinlich zugegeben werden müssen, dass jeweils nur die eine der beiden Meinungen Recht haben kann, zumal in der Mehrzahl der Fälle nicht etwa verschiedene Arten, sondern das nämliche Objekt, Lilium Martagon und einige andere Liliumarten, den Forschern vorgelegen haben. Weitere Untersuchungen, womöglich mit

Heranziehung neuer günstiger Objekte verbunden, werden wohl die Entscheidung bringen, welche Gruppe von Untersuchern richtig gesehen und gedeutet hat, bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse ist es aber wohl erlaubt, mit Vorbehalt sich für die Wahrscheinlichkeit der einen oder der anderen Ansicht auszusprechen.

Es ist wohl kaum mehr nötig, darauf hinzuweisen, dass die Chromatinfiguren, welche im Tier- und Pflanzenreich bei der ersten Reifungsteilung, zumal im Stadium der Metakinese, auftreten, in der Mehrzahl der Fälle nach einem Typus modellirt erscheinen. Sowohl bei den Richtungsteilungen des Heliozoons Actinosphaerium, als auch bei der Reifung der Samenzellen der Selachier und bei derjenigen des Mauseies und ebensogut bei den Vierteilungsprozessen der Lebermoose, wie bei der Pollenbildung der Angiospermen und Gymnospermen, kommen Chromatinkörper zur Beobachtung, welche dem heterotypischen Typus angehören und für welche die Beobachtungen bei den Copepoden und Seeplanarien, bei den Farnen und bei Larix alle nötigen Verbindungsglieder stellen. Diese Ähnlichkeit kann unmöglich als eine zufällige gedeutet werden. Ebenso schwer können wir aber wohl annehmen, dass diesen Bildungen eine so grundverschiedene Entstehungsweise zu grunde liegt, wie sie den oben angeführten divergierenden Befunden zufolge angenommen werden müsste. Wir können nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse nicht gut glauben, dass eine Doppel-V oder ein Doppel-Ω bei dem einen Objekt einer doppelten Längsspaltung seinen Ursprung verdankt, während ganz ähnlich aussehende Figuren bei einem andern Objekte dem allmählichen Auseinanderweichen und der ungleichmässigen Verdichtung der beiden primären Spalthälften ihre Entstehung verdanken sollen. Ich muss gestehen, dass mir eine solche Verschiedenheit, bei dem allmählich doch recht weit fortgeschrittenen Stand unserer kernteilungsgeschichtlichen Kenntnisse, von vornherein ebenso unwahrscheinlich vorkommt, wie die Annahme, dass das Centralnervensystem bei den höheren Tiergruppen bald dem Ektoderm, bald dem Entoderm entstamme.

Nun haben aber doch Flemming für Salamandra, Farmer und Moore für die Liliaceen und Tritonen, Miss Sargant wiederum für Lilium, von Klinckowström und van der Stricht für die Seeplanarien eine Erklärung gegeben, welche die fraglichen metakinetischen Formen, speziell die Doppel-V und -Ω, in einer Weise erklärt, dass jede einzelne Figur befriedigend gedeutet wird, ohne dass dabei der enge Zusammenhang des heterotypischen Typus mit dem gewöhnlichen Kernteilungsmodus, wie er sich z. B. in den Epithelzellen von Salamandra abspielt, irgendwie alteriert wird. Und betrachten wir die Bilder Carnoys,

Guignards, Grégoires, so werden wir in den metakinetischen Stadien nirgends auf Figuren stossen, welche zwingend eine Erklärung in dem von den genannten Forschern vertretenen Sinne verlangen, vielmehr lassen sich auch die Bilder dieser Untersucher sehr wohl in der alten Weise deuten. Im Gegenteil, es machen die Versuche z. B. von Grégoire, sämtliche seiner Bilder in der gedachten Weise zu erklären, durchaus den Eindruck von etwas gekünsteltem, und da nun einmal dem Ref. von verschiedenen Seiten Prokrustes-Launen vorgeworfen worden sind, so möchte er seinerseits fragen, ob denn durch die Art, wie Grégoire seine Bilder deutet (l. c., pag. 265 ff.), nicht den Beobachtungen thatsächlich Gewalt angethan wird.

Wenn nun aber die erste Reifungsteilung nicht nur das Ansehen des heterotypischen Teilungsmodus zeigt, sondern wirklich auch diesem Typus gemäss verläuft, so erhebt sich die Frage, welche Bedeutung hat die von verschiedenen Autoren (Brauer, Miss Sargant, Guignard, Grégoire) übereinstimmend berichtete zweireihige Anordnung der Chromatinkörnchen in den primären Spalthälften vor Beginn der ersten Teilung. Wird doch übereinstimmend berichtet, dass das Ansehen, welches diese zweireihige Anordnung zeigt, vollkommen demjenigen entspricht, welches die primäre Längsspaltung in ihren ersten Anfängen zeigt!

Ref. möchte hier in etwas anderer Form eine Vermutung wiederholen, welche er vor kurzem bezüglich dieses verfrühten zweiten Längsspaltungsprozesses aufgestellt hat[1]).

Die zeitliche Heranziehung des zweiten Teilungsprozesses an den ersten und die bei vielen Objekten damit verbundene Unterdrückung des Ruhestadiums zwischen beiden ist wohl zweifellos als eine sekundär erworbene Erscheinung aufzufassen. Finden wir doch eine ganze Reihe von Übergängen einerseits zwischen den Befunden bei gewissen pflanzlichen Objekten und bei der Samenbildung der Selachier, bei welchen noch ein wirkliches Kernruhestadium zwischen beide Teilungsvorgänge eingeschoben ist, und andererseits bei der Sporenbildung einiger Lebermoose und bei der Richtungskörperbildung mancher Arthropoden (Hymenopteren, Canthocamptus), bei welchen die beiden Reifungsteilungen unter vollständiger Unterdrückung des Kernruhestadiums in Form eines simultanen Vierteilungsprozesses verlaufen.

Wenn wir nun die Zusammenziehung der beiden Prozesse als eine allmählich erworbene Erscheinung zugeben, so ist sicher auch die bei einer grösseren Anzahl von Objekten (Copepoden, Seeplanarien) festgestellte voll-

[1]) Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899. pag. 173.

kommene Unterdrückung des auf die zweite Teilung bezüglichen Längsspaltungsprozesses eine sekundär erworbene Einrichtung und es ist von vornherein anzunehmen, dass, ebenso wie das Kernruhestadium bei den einzelnen Objekten in verschiedenem Grade unterdrückt werden kann, auch die Unterdrückung dieses zweiten Längsspaltungsprozesses auf verschiedenen Stufen stehen geblieben ist. So wäre es denkbar, dass bei einzelnen Objekten dieser Längsspaltungsprozess allerdings noch angelegt, aber wieder zurückgebildet wird, ebenso wie z. B. nach Brauer im parthenogenetischen Ei von Artemia der zweite Richtungskörper angelegt und wieder zurückgebildet wird.

Diese Annahme würde, wie Ref. glaubt, den Widerspruch lösen, der darin besteht, dass in einzelnen Fällen ein zweiter Längsspaltungsprozess schon vor der ersten Teilung sichtbar wird, dass aber trotzdem bei der überwiegenden Mehrzahl der Objekte speziell die metakinetischen Phasen der ersten Teilung nach dem heterotypischen Modus verlaufen, d. h. auf der Grundlage eines einzigen Längsspaltungsprozesses.

Ref. möchte es nicht für angezeigt halten, schon jetzt die obige Annahme nach irgend einer Richtung hin zu erweitern, er möchte aber glauben, dass jene Hypothese vielleicht doch geeignet ist, die bezüglich des ersten Teilungsaktes bestehenden, bisher unversöhnlichen Widersprüche wenigstens zum Teil mit einander in Einklang zu bringen.

Nachtrag. Inzwischen ist eine neue ausführlichere Arbeit Strasburgers (80) erschienen, welche ich, obwohl sie bereits die Jahreszahl 1900 trägt, kurz erwähnen möchte, da durch dieselbe die Sachlage aufs Neue, und zwar zu Gunsten der Gegner der Reduktionslehre, wesentlich verschoben wird. Strasburger hat annähernd sämtliche von ihm und den übrigen Botanikern bisher untersuchten Objekte wieder aufgenommen und beschreibt bei allen das Auftreten einer zweiten Längsspaltung. Und zwar kann die letztere, zum Teil sogar bei einem und demselben Objekt, bald nach dem einen, bald nach dem anderen vorhin beschriebenen Modus verlaufen, d. h. in den Doppel-V der Metakinese der ersten Teilung setzen sich die Einzel-V entweder aus je zwei sekundären Spalthälften zusammen, oder sie repräsentieren je eine primäre Spalthälfte und erfahren erst während der dicentrischen Wanderung die sekundäre Längsspaltung (vergl. oben Fig. 22).

Möge nun meinen in dieser Richtung oben geäusserten Bedenken der Boden vollständig entzogen sein, oder nicht, jedenfalls ist anzuerkennen, dass mindestens in vielen Fällen bei den botanischen Objekten die Elemente der ersten Teilung bei ihrer Wanderung an die Pole in gleicher Weise eine zweite Längsspaltung erleiden, wie dies Flemming für den

heterotypischen Teilungsmodus des Salamanderhodens beschrieben hat, und ferner, dass bei einer Reihe von Objekten diese zweite Längsspaltung auch wirklich dem zweiten Teilungsakt zu Grunde liegt.

Nicht alle von Strasburger nachuntersuchten Objekte zeigen freilich diese Verhältnisse in unzweideutiger Weise und speziell bei dem Belajeffschen Objekt, bei Iris, steht, wie Strasburger wohl gerne zugeben wird, der Nachweis der zweiten Längsspaltung zunächst noch auf schwachen Füssen (vergl. 90, S. 34 u. 39, Taf. I, Fig. 42—46). Ob diese Unterschiede nun allerdings auf wirklichen Verschiedenheiten im Verhalten der einzelnen Pflanzen beruhen, wird man erst entscheiden können, wenn die von Strasburger angegriffenen Autoren ihrerseits zum Wort gekommen sind.

Es sei hier zum Schluss noch Einiges über die Arbeit von Rawitz (63), welcher die Spermatogenese eines Selachiers (Scyllium canicula) bearbeitet hat, angeschlossen, weil die Resultate dieses Untersuchers sich in einigen Punkten mit der Auffassung Boveris decken. Rawitz hat, wie hier vorausgeschickt werden soll, im Gegensatz zu Moore, der eine Reihe verschiedener Fixierungsmittel anwandte, ausschliesslich mit Flemmingscher Mischung und Alizarinfärbung gearbeitet. Im Gegensatz zu den sonst bekannten Resultaten des Flemmingschen Fixierungsverfahrens leiden die Rawitzschen Bilder an einer gewissen Undeutlichkeit und es wird wohl kein Cytolog ableugnen, dass die Bilder Moores, was die Darstellung der Chromatinelemente anbelangt, einen erheblich grösseren Anspruch darauf machen können, den lebenden Zustand wiederzugeben.

In den Spermatocyten I. O. (Samenmutterzellen) bildet das Chromatin nach Rawitz 20—24 längliche abgerundete Stäbe. „Chromatinschleifen, wie solche nach den Angaben von Moore und F. Hermann vorkommen sollen, habe ich nicht gesehen; die Chromatinringe, die Moore erwähnt, sind wahrscheinlich, wie schon Meves vermutet hat, auf Verklumpungsfiguren zurückzuführen." Erst nach Ausbildung der Asterform tritt die Spaltung der Chromosomen ein. „Manchmal teilen sich die Chromatinstäbchen der Länge nach in zwei Teile, manchmal der Quere nach; immer aber erhalten die so entstehenden Tochterzellen die gleiche Chromosomenzahl, wie die Zellen I. Ordnung; es handelt sich also hier um eine Äquationsteilung." Im Dyaster und Dispirem entsteht „infolge der Reagenswirkung eine homogene Chromatinmasse" (welche an gewisse Carnoysche Figuren erinnert, d. Ref.), später lockert sich dieselbe und es treten runde, eckige, körnchen- und stäbchenförmige Chromatinteile auf, die in grosser Zahl vorhanden sind und anfangs sehr dicht, später, im eigentlichen Ruhestadium, bei gleichem Kernumfang, relativ weit auseinander liegen. Aus

dieser Disposition schliesst Rawitz, dass im Ruhezustand zwischen erster und zweiter Teilung eine Massenreduktion des Chromatins stattgefunden habe. Dagegen kommt eine Reduktionsteilung nicht vor, denn auch beim zweiten Teilungsschritt findet im Asterstadium eine Teilung, und zwar ausschliesslich eine Querteilung, statt: es gehen also der Zahl nach ebensoviel Chromosomen in die sich bildenden Tochterzellen über. Die zweite Teilung ist also auch eine Äquationsteilung.

Es geht aus dieser Darstellung so viel hervor, dass der Verf. — dem übrigens, wie hier bemerkt werden soll, die Reduktionsfrage keineswegs Hauptgegenstand war — eine Anzahl der einschlägigen Begriffe (Reduktionsteilung, Querteilung) in etwas anderem Sinne, als in dem gebräuchlichen versteht. Jedenfalls wird aber die Rawitzsche Arbeit aufs neue dazu anregen, die Samenbildung der Selachier auch mit Bezug auf die Reduktionsfrage nochmals aufzunehmen.

III. Korscheltscher Reduktionsmodus (Korschelt, 1895).

Bekanntlich ist Korschelt bei der Eireifung eines Annelids, Ophryotrocha, zu dem Ergebnis gelangt, dass die erste Teilung eine Reduktions-, die zweite eine Äquationsteilung darstelle. Schon früher war Henking (1891) bei der Samenbildung einer Hemiptere, der Landwanze Pyrrhocoris, zu einem ähnlichen Ergebnisse gelangt, ohne freilich über die Entstehung der Ringe und Vierergruppen genaueren Aufschluss geben und demnach seine Schlüsse endgültig beweisen zu können. Neuerdings haben nun auch zwei amerikanische Forscher, Montgomery und Paulmier, die Samenbildung der Hemipteren und zwar wiederum speziell der Landwanzen (Geocores) aufs neue bearbeitet und sind zu ganz ähnlichen Resultaten gekommen. Die ausführliche Arbeit Montgomerys (59) hat die Spermatogenese von Pentatoma zum Gegenstand und zwar möge auf diese Arbeit deswegen besonders aufmerksam gemacht werden, weil sie einerseits sehr wertvolle Angaben über den Bau des Hemipterenhodens, andererseits ausführliche Litteraturbesprechungen bringt. Nach dem Verf. treten in den Spermatogonien 14 Chromosomen auf, ebenso in den frühen Anaphasen der Spermatocyten I. Ordnung. Während der „Synapsis-Phase" bildet sich eines der 14 Chromosomen zum Chromatin-Nukleolus um, während sich die anderen 13 zu einem dichten Haufen zusammengruppieren. In der „Postsynapsis" werden zunächst 3—6, gewöhnlich 3—4 isolierte Chromosomen gebildet, welche sich dann weiterhin in die 7 definitiven Chromosomen zerlegen. Es hat also in der Synapsis eine Reduktion der Chromosomenzahl stattgefunden. Die sieben hantelförmigen Chromosomen schnüren sich bei der ersten Teilung, ebenso wie der Chromatin-

Nukleolus, quer durch, und die Tochter-Chromosomen zeigen schon bei der Wanderung an die Pole eine abermalige quere Einschnürung. In der zweiten Teilung kommt dann eine neue Querteilung der Chromosomen und des Chromatin-Nukleolus zur Durchführung.

In dieser ersten Darstellung Montgomerys ist vor allem das Auftreten des „Chromatin-Nukleolus" von Interesse, weil dieses Vorkommnis ein Licht zu werfen scheint auf das nicht seltene Auftreten von Zahlen, die nicht den gewöhnlichen Reihen 2, 4, 8, . . . und 2, 3, 6, 12, ... angehören. Im übrigen nimmt aber die Angabe, dass beide Teilungen auf Querteilung beruhende „Reduktionsteilungen" seien, eine ziemlich isolierte Stellung ein, und würde auch in diesem Abschnitt nicht zu erwähnen sein, wenn nicht bald darauf eine von Seiten des Verfassers ausgegangene Korrektion seinen Beobachtungen eine andere Deutung gegeben hätte.

Inzwischen hatte Paulmier (62) auf Grund von Untersuchungen an verschiedenen Landwanzen (Anasa, Euchistus u. a.) in den Vorstadien der Spermatocyten-Teilungen Doppelfadensegmente, Ringe und Tetraden gefunden, kurz, Bilder, welche sich ihrer Genese und Zusammensetzung nach sehr gut mit den vom Rathschen Bildern decken. Nur konnte Paulmier zeigen, dass hier die erste Teilung der Tetraden nicht nach dem Längsspalt, sondern nach dem Querspalt erfolgt und demnach eine Reduktionsteilung darstelle. Die zweite Teilung vollzieht sich nach dem Längsspalt und ist daher eine Äquationsteilung. Die hantelförmigen Figuren, welche Montgomery bei der ersten Teilung beobachtet hat, scheinen nach Paulmier Tetraden zu sein, deren Längsspalt infolge grosser Verdichtung der Chromatinkörper vorübergehend verschwunden ist.

Ganz neuerdings hat nun auch Montgomery (77) in einer kurzen Note eingeräumt, dass bei Euchistus und Anasa die zweite Teilung normaler Weise eine longitudinale Teilung sei, dass sie aber bei Euchistus gelegentlich auch in Form einer Querteilung verlaufen könne.

Sehen wir von dieser letzten Einschränkung ab, so bilden jedenfalls die Befunde Paulmiers und Montgomerys, ebenso wie diejenigen Korschelts einen wertvollen Beitrag für die Kenntnis der Reduktionsteilungen. Es ist klar, dass der Unterschied, welcher diese Gruppe von Beobachtungen von den an Gryllotalpa, an den Copepoden und Seeplanarien gemachten trennt, kein fundamentaler ist und dass derselbe umso geringer erscheint, wenn wir daran denken, dass die Vierergruppen vielfach aus vier vollkommen gleichartigen und gleichartig gelagerten Elementen bestehen, und wenn wir uns ferner das Vorkommen von simultanen Vierteilungsprozessen vergegenwärtigen.

IV. Wilcoxscher Reduktionsmodus (Wilcox, 1894—97).

Wilcox hat für die Samenbildung einer Heuschrecke, Caloptenus, angegeben, dass in den Samenmutterzellen überhaupt keine Längsspaltung stattfinde und dass in den beiden Teilungsakten eine Verteilung auf Grund von Querteilungsvorgängen vor sich gehe. Beide Teilungen würden demnach „Reduktionsteilungen“ sein. Ähnliches hat Toyama bei der Spermatogenese von Bombyx mori gefunden.

Sabaschnikoff (27) hat nun auch bei der Eibildung von Ascaris megalocephala bivalens eine Längsspaltung des Chromatinfadens nicht wahrnehmen können, vielmehr löst sich der letztere in Chromomikrosomen auf, welche ihrerseits zu Vierergruppen zusammentreten. Diese aus je vier Chromomikrosomen bestehenden Gruppen legen sich aneinander und bilden auf diese Weise einen vierteiligen Chromatinfaden. Dieser Faden teilt sich dann quer in zwei Hälften, wodurch die zwei definitiven Vierergruppen entstehen.

Es sei hier zum Schluss noch einiger Arbeiten über die Reifungserscheinungen gedacht, in welchen die Veränderungen der Chromatinsubstanz nicht den Hauptgegenstand bilden, aber doch in einigen bemerkenswerten Figuren zur Darstellung kommen. Von Interesse ist vor Allem eine von Mac Farland ([21], Fig. 25) gegebene Abbildung der Richtungsfigur eines Opisthobranchiereies (Diaulula), weil hier die (zwölf) Chromosomen wiederum jene kreuzförmigen Formen zeigen, wie wir sie nachgerade von der ersten Reifungsteilung so vieler tierischer und pflanzlicher Objekte kennen.

Aus der Arbeit von Behrens (41), welche die Reifung und Befruchtung des Forelleneies behandelt, sei nur erwähnt, dass die früheren, die Chromosomenzahl betreffenden Angaben von Böhm und Blanc dahin richtig gestellt werden, dass, wenigstens bei der zweiten Richtungsmitose, in jeder Tochterplatte mit Sicherheit zwölf Chromosomen gezählt wurden.

Ferner giebt Gardiner (48) eine Darstellung der Reifungsteilungen im Ei einer acölen Turbellarie (Polychoerus caudatus). Es geht aus derselben hervor, dass bei der ersten Richtungsspindel langgestreckte, stäbchenförmige, zur Spindelachse parallel gelagerte Chromosomen auftreten.

Endlich sei aus der Dissertation Körnickes (19), welche die Sexualorgane von Triticum zum Gegenstand hat, hervorgehoben, dass in den vegetativen Zellen des Blütenstandes gewöhnlich 16, seltener 24 Segmente auftreten, dass dagegen im Kern sowohl der Embryosack- als der Pollenmutterzelle nur acht Kernsegmente zum Vorschein kommen.

Die biologische Bedeutung der Reifungsteilungen.

Die neueren Versuche, zu einem Verständnis der Reifungserscheinungen zu gelangen, gehen in ihrer Mehrzahl von der Vergleichung einer ganzen Reihe von eigentümlichen, bei den verschiedensten Organismengruppen beobachteten Teilungsvorgängen aus, um sich damit auf eine möglichst breite vergleichende Basis zu stellen.

Nur die Arbeiten von Iwanzoff (16) und E. A. Andrews (1, 40) machen hierin eine Ausnahme.

Iwanzoff (16) sucht die Frage nach der physiologischen Bedeutung des Reifungsprozesses durch den Vergleich des Verhaltens der reifen und

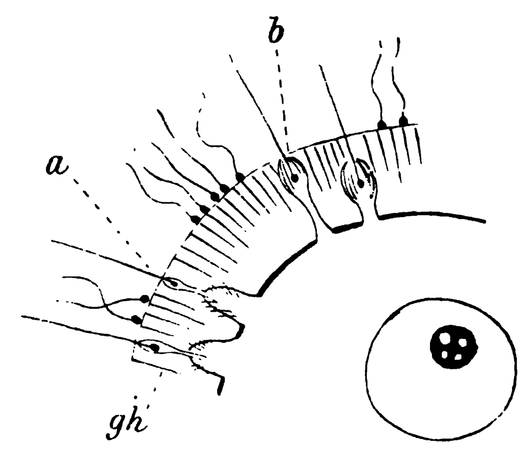


Fig. 23.

Aufnahme der Spermatozoen durch das unreife Holothurien-Ei (Iwanzoff).

a erstes, *b* zweites Stadium, *gh* Gallerthülle.

unreifen Eier zum Sperma aufzuklären. Das vom Verf. hauptsächlich untersuchte Ei von Holothuria tubulosa stellt im unreifen Zustand eine kugelige, mit orangefarbenen Dotterkörnern erfüllte und mit einem relativ grossen Keimbläschen versehene Zelle dar. Es ist umgeben von einer Dottermembran und ausserdem von einer dicken Gallerthülle, welche in ihren äusseren Schichten deutlich radiär gestrichelt ist (Fig. 23gh). Diese Strichelung rührt von feinen Kanälen her, durch welche pseudopodienähnliche Fortsätze des Zellkörpers bis an die Oberfläche der Gallerthülle treten. Wird nun zu den unreifen Eiern Sperma zugesetzt, so beginnen die Spermatozoen in die Kanäle der Gallerthülle einzudringen. Gleichzeitig sendet ihnen der Eikörper lappenförmige Pseudopodien (Empfängnis-

hügel) entgegen, welche ein bürstenförmiges Aussehen haben und vom Verf. als Büschel zahlreicher dünner Fäden gedeutet werden. Vom Gipfel dieser Pseudopodien streckt sich ein feiner Fortsatz in der Richtung zum Spermatozoon aus und fasst es am Kopf (Fig. 23a). Das in seinen Bewegungen paralysierte Spermatozoon wird nunmehr durch das die Gestalt einer Artischoke annehmende Pseudopodium mehr und mehr umflossen (Fig. 23b) und in das Eiinnere eingezogen, sodass schliesslich das Ende seines Fadens in dem Gipfel des Pseudopodiums sich verbirgt. Letzteres nimmt wieder seine ursprüngliche lappenförmige Gestalt an und wird allmählich zurückgebildet und eingezogen. Dieser Prozess des Verschlingens der Spermatozoen nimmt durchschnittlich zwei Stunden in Anspruch. Hat sich das Ei an Sperma satt gegessen, so bildet es keine Pseudopodien mehr. Am folgenden Tage aber können solche Eier abermals mit Sperma gefüttert werden, und so gelang es, die Fütterung bis dreimal zu wiederholen.

An fixiertem Material lässt sich ferner beobachten, dass keine Sperma-Strahlungen gebildet werden, dass vielmehr die Köpfe der eingezogenen Spermatozoen aufquellen und mehr und mehr in das Eiinnere und schliesslich in den Kernraum gelangen. Hier zerfallen sie in kleine Körnchen und verteilen sich schliesslich über das Kernnetz.

Der ganze Vorgang wird vom Verf. als ein Ernährungs- und Verdauungsprozess gedeutet, wobei von besonderem Interesse sei, dass der Kern bei der Verdauung einen unmittelbaren Anteil nimmt[1]). Daraus wird dann weiter geschlossen, dass die physiologische Bedeutung des Reifungsprozesses darin liegt, dass die Lebensthätigkeit des Eies infolge der Eliminierung eines bedeutenden Teiles des Kerns in solchem Mass geschwächt wird, dass das Ei nun nicht imstande ist, die aufgenommenen Spermatozoen zu verdauen. Solange dagegen das Ei noch nicht durch die Abgabe der Richtungskörper geschwächt ist und demnach noch einen genügenden Vorrat eigener Kernsubstanzen besitzt, unter deren Einfluss der Prozess der Verdauung steht, verzehrt es die Spermatozoen so, wie jede Zelle ihre Nahrung verzehrt. „Der Chemotropismus der Eizelle zum Spermatozoon ist der Chemotropismus des Protoplasmas zu seiner Nahrung" und der rätselhafte Prozess der Befruchtung erweist sich demnach nur als eine besondere Äusserung des Ernährungsprozesses.

Blicken wir auf die Darstellung Iwanzoffs zurück, so dürfen wir

[1]) Die Angabe, dass sowohl ein Teil der mit Sperma gefütterten Eier, als auch die nicht gefütterten Eier sich gefurcht haben und dass es bei den ersteren sogar zur Bildung von Larven im Anfang der Gastrulabildung gekommen sei, bedarf, wie der Verf. selbst einräumt, einer sorgfältigen Nachprüfung.



wohl sagen, dass der ganze beschriebene Vorgang in physiologischer Hinsicht von grösstem Interesse ist und dass auch seine Deutung als eines Ernährungsvorganges wohl eine sehr naheliegende ist. Ob aber die von Iwanzoff gezogene Schlussfolgerung bezüglich der physiologischen Bedeutung des Reifungsprozesses eine annehmbare ist, mag hauptsächlich auch deswegen sehr zweifelhaft erscheinen, weil wir ja speziell beim Echinodermenei in der Abhebung der Dottermembran eine Einrichtung kennen, welche in genügender Weise das Eindringen von mehr als einem Spermatozoon verhindert und damit dem Ei unter normalen Verhält-

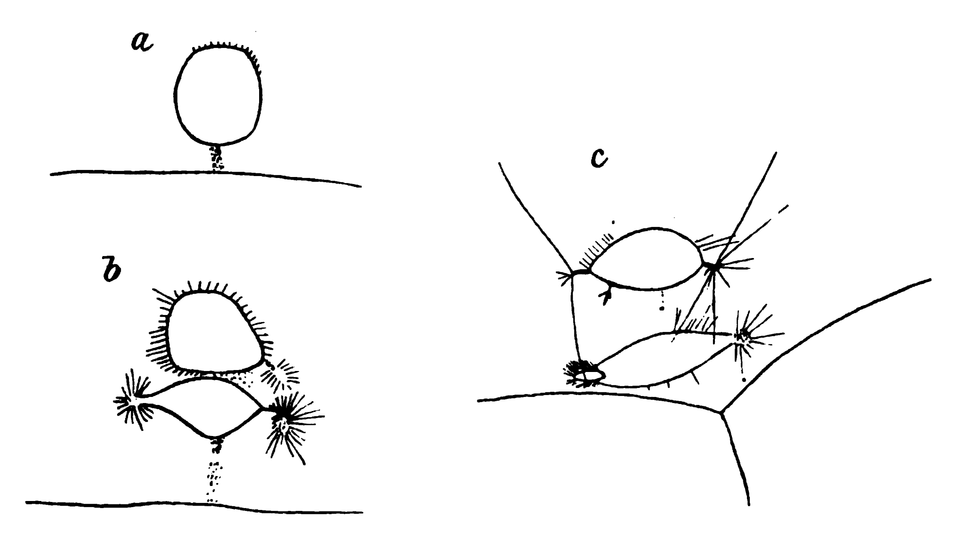


Fig. 24.

Fadenziehende Richtungskörper eines Nemertinen-Eies (Andrews).

nissen auch die Gelegenheit abschneidet, sich von Spermatozoen zu ernähren.

Ethan Allen Andrews (1, 40) hat an den Richtungskörperchen einer Nemertine (Cerebratulus lacteus) ähnliche fadenziehende Eigenschaften (filose phenomena, spinning activities) gefunden, wie sie vor kurzem G. F. Andrews an den Eiern von Echinodermen und Anneliden beobachtet hat. Sowohl der erste (Fig. 24a), als der zweite Richtungskörper zeigen gleich nach ihrer Entstehung eigentümliche feine, radiär ausstrahlende Fädchen, welche ihnen zunächst das Aussehen eines Heliozoons verleihen. Diese Fädchen sind teils gleichmässig über die Oberfläche der Richtungskörper verteilt, teils in Büscheln, die aus längeren Fädchen bestehen, angeordnet. Eine zehr eigentümliche Veränderung zeigt insbesondere der zweite Richtungskörper bald nach seiner Entstehung, indem er die Gestalt

einer Spindel annimmt, an deren Polen sich knöpfchenförmige, mit langen Fädchen besetzte Fortsätze befinden (Fig. 24 b). Er weist dann eine auffallende Ähnlichkeit mit der Amphiasterfigur der Karyokinese auf. In späteren Stadien, während der ersten Furchungsteilungen, tritt, namentlich am ersten Richtungskörper, an Stelle des feinen Fädchenbesatzes eine geringere Anzahl von langen, scharf bestimmten Filamenten auf, welche sich, im Gegensatz zu den früheren Bildungen, schon bei verhältnismässig geringer Vergrösserung erkennen lassen (Fig. 24 c).

Die Existenz derartiger „filose activities" bei den Richtungskörpern von Tieren verschiedener Gruppen liefert, wie der Verfasser meint, keine besondere Stütze für die gewöhnlichen Auffassungen bezüglich des Wertes und der Bedeutung dieser Körper. Der Umstand, dass sie nicht in Wirklichkeit abgetrennt werden und dann in einen inaktiven und toten Zustand verfallen, sondern, dass sie besondere Aktivitätszustände zeigen, welche bei den verschiedenen Gruppen von charakteristischer Art sind, diese Thatsachen dürften einen Weg weisen für eine zukünftige Deutung jener Gebilde, welche weit abliegt von jeder bisher gegebenen.

Die sehr genauen Untersuchungen von Andrews haben zu dem zweifellos sehr interessanten Ergebnis geführt, dass die Richtungskörper, ebenso wie sie in Bezug auf die relative Grösse und den Grad ihrer Abtrennung grosse Schwankungen zeigen können, auch hinsichtlich ihres Lebensvermögens sich verschieden verhalten. Denn wenn auch angenommen werden muss, dass ähnliche Bildungen, wie die von Andrews beschriebenen noch bei vielen anderen Eiern, namentlich bei solchen mit wohl ausgeprägter Hyaloplasmazone, vorkommen, so wird man doch wohl kaum zu erwarten haben, dass die fadenziehende Thätigkeit eine allgemeine Erscheinung der Richtungskörper ist. Mindestens wird sie solchen Richtungskörpern, welche nicht „ausgestossen" werden, sondern innerhalb des Eiplasmas verbleiben, abgehen. Man wird daher auch kaum die von Andrews ausgesprochene Erwartung teilen, dass gerade die Kenntnis dieser Lebenserscheinung dazu beitragen wird, unsere jetzigen Anschauungen über die Bedeutung der Richtungskörper wesentlich zu modifizieren oder umzustossen.

Wir wenden uns nun zur Besprechung derjenigen Arbeiten, welche von einer breiteren vergleichenden Grundlage aus in das Wesen der Reifungserscheinungen einzudringen suchen.

Wenn wir ganz allgemein von einer „Reduktionslehre" in dem Sinne reden, dass dieselbe das regelmässige Vorkommen einer Chromatin-Reduktion in irgend welcher Form und an irgend welcher Stelle des Entwickelungscyklus, wenigstens bei sämtlichen Metazoen und Metaphyten behauptet,

so lässt sich von einer ganzen Gruppe von Arbeiten sagen, dass dieselben versuchen, durch möglichst ausgiebige Heranziehung des einschlägigen Materials jene Lehre weiter auszubauen.

Es ist vor allem Strasburger[1]) gewesen, welcher durch die Verknüpfung der Reduktionslehre mit der Prothalliumlehre neue Gesichtspunkte in das ganze Problem hereingetragen hat. Die Prothalliumlehre sagt bekanntlich aus, dass speziell bei den angiospermen Phanerogamen die Zellfolgen, welche durch Teilung der Embryosack- bezw. Pollenmutterzellen entstehen und zur Bildung der Geschlechtszellen führen, die in die ungeschlechtliche Generation einbezogene Geschlechtsgeneration, also gewissermassen Rudimente eines Phanerogamen-Prothalliums darstellen. Oder, um einen Vergleich anzuwenden: ebenso wie bei den Säugetieren die Frucht, d. h. die folgende Generation, mit der Mutter wenigstens vorübergehend in organischem Zusammenhang bleibt, so wird bei den Phanerogamen die Geschlechtsgeneration, anstatt einen selbständigen Organismus zu bilden, dauernd in der Muttergeneration zurückgehalten. Es entsprechen sich demnach auf der einen Seite der Embryosack und der Pollenschlauch der Angiospermen, das Prothallium der Farne und die Moospflanze, auf der anderen Seite die Gefässpflanze der Angiospermen, die Gefässpflanze der Farne und die Mooskapsel (Sporogon). Erstere stellen die Geschlechtsgenerationen (Gametophyten), letztere die ungeschlechtlichen Generationen (Sporophyten) dar.

Nachdem nun schon durch Guignard (1891) festgestellt worden war, dass bei den Liliaceen in der Pollen- und Embryosackmutterzelle statt 24 nur 12 Chromosomen auftreten und dass sich diese Zahl während der Teilungen der eigentlichen Geschlechtskerne forterhält, stellte Overton[2]) die Frage, „ob nicht vielleicht auch bei den höheren Kryptogamen (Gefässkryptogamen und Moosen) die „Reduktion" in denjenigen Zellen stattfinde, welche mit den Pollenmutterzellen und den Mutterzellen der Embryosäcke morphologisch gleichwertig sind, mit anderen Worten, ob die Reduktion nicht in den Sporenmutterzellen — also bei dem Wechsel der Generationen — stattfinde". Darauf gerichtete Untersuchungen von Overton, Humphrey, Strasburger und Farmer stiessen mit Bezug auf die Chromosomenzählung auf grosse Schwierigkeiten, doch glaubte Strasburger[3]) wenigstens für einen Farn, Osmunda regalis, feststellen zu können, dass thatsäch-

[1]) E. Strasburger, Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwickelungsgang der Organismen. Biol. Centralbl. 14. Bd. 1894.

[2]) Overton, C. E., Über die Reduktion der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschr. Naturf.-Ges. Zürich. 38. Bd. 1893, sowie Ann. of Bot. Vol. 7. 1893.

[3]) l. c. pag. 827.

lich in den Sporenmutterzellen die „reduzierte" Zahl auftritt und dass sich dieselbe in der Geschlechtsgeneration, dem Prothallium, forterhält, dass also, wie bei den Phanerogamen, die geschlechtliche Generation nur halb so viel Chromosomen als die ungeschlechtliche, die Gefässpflanze, führt. Auch Farmer berichtete bezüglich eines Lebermooses, Pallavicinia, dass in der geschlechtlichen Generation, der Moospflanze, die Hälfte der im Sporogon auftretenden Chromosomenzahl auftrete.

Auf Grund dieser Anschauungen und Beobachtungen kam Strasburger[1]) zu der Vorstellung, dass die Reduktion der Chromosomenzahl einen phylogenetischen Vorgang bedeute, ein Zurückgehen auf die ursprüngliche ungeschlechtliche Generation, aus der ja erst, nachdem sie geschlechtliche Differenzierung erlangte, die Produkte mit doppelter Chromosomenzahl hervorgingen. „Nicht also um einen nachträglich ausgebildeten Reduktionsvorgang handelt es sich bei der Verminderung der Chromosomenzahl auf die Hälfte, vielmehr um die Wiederherstellung der ursprünglichen Chromosomenzahl, wie sie den Kernen jener Organismen zukam, die sich geschlechtlich erst differenziert haben." Strasburger stellte schliesslich auch die Vermutung auf, es möchten die Doppelteilungen der Ei- und Samenmutterzellen, welche bei den Metazoen zur Bildung der Geschlechtsprodukte führen, eine besondere Generation, nämlich die Rudimente der in die ungeschlechtliche Generation einbezogenen Geschlechtsgeneration, darstellen.

Inzwischen gelangte Strassburger (31) auf Grund der ersten Befunde Mottiers zur Anerkennung der Existenz von Reduktionsteilungen. Die Möglichkeit einer Doppelwertigkeit der Elemente des ersten Teilungsschrittes und demnach einer „Scheinreduktion" im Sinne des Ref. giebt er auch für Pflanzen zu, glaubt jedoch die Bezeichnung „numerische Reduktion" für zutreffender halten zu sollen. Mit Recht bezweifelt er (33), ob in allen Fällen einer derartigen „numerischen Reduktion" der Chromosomenzahl eine Reduktionsteilung folgen muss, ob wirklich der letztere Vorgang durch den ersteren mit Notwendigkeit ausgelöst wird. Er hält es für denkbar, dass noch andere Arten numerischer Reduktion, die nicht von Reduktionsteilung gefolgt werden, im organischen Reiche vorkommen[2]).

Was die Beziehungen der Reduktionsvorgänge zur Befruchtung anbelangt, so vertritt Strasburger die Anschauung, dass durch die Verdoppelung der Chromosomenzahl im Befruchtungsakt Bedingungen geschaffen werden, die einen Reduktionsvorgang, der die Zahl der Chromosomen in den Organismen wieder auf die ursprüngliche Zahl zurückführt,

---

1) l. c. pag. 823.
2) Dies ist thatsächlich der Fall bei der Furchung des Cyclopseies.

auslösen. Dieser Reduktionsvorgang dürfte bei verschiedenen Organismen, so bei Ulothrix, bei Spirogyra, schon bei der Keimung eintreten, also der Befruchtung unmittelbar folgen, wie denn auch die bekannten Untersuchungen Klebahns bei Desmidiaceen darauf hinweisen, dass hier eine Reduktion in den keimenden Zygoten vor sich geht. In anderen Fällen hat eine zeitliche Verschiebung des Reduktionsvorgangs stattgefunden. Bei den Bryophyten, Pteridophyten und Phanerogamen fällt derselbe mit dem Generationswechsel zusammen, bei den Diatomeen und Metazoen findet die Reduktion erst unmittelbar vor der Befruchtung statt. Bei letzteren fällt sie also mit denjenigen besonderen Kernteilungen zusammen, welche der Bildung der Geschlechtsprodukte stets vorausgehen und welche die erzeugten Produkte in die Unmöglichkeit versetzen, sich durch Ernährung zur selbständigen Entwickelung emporzuschwingen. Die Reduktionsteilungen als solche bedingen nämlich nicht die Befruchtungsbedürftigkeit der Kerne, sie können aber, wie dies bei den Diatomeen und Metazoen der Fall ist, mit den betreffenden „generativen“ Teilungsprozessen zusammenfallen. Besonders lehrreich in dieser Hinsicht seien die Fucaceen, bei welchen ausser den Reduktionsteilungen der Bildung der Geschlechtsprodukte in den Oogonien noch ein weiterer „generativer“ Teilungsschritt vorausgeht.

Eine verwandte Anschauung vertritt auch Dangeard (69). Auch Dangeard hält die Reduktion der Chromosomenzahl für die notwendige Folge der Kern-Kopulation, da, ohne die erstere, die Zahl der Chromosomen sich in jeder geschlechtlichen Generation verdoppeln würde, und zwar liegt nach Dangeard das ursprüngliche zeitliche Verhältnis so, dass die Chromatinreduktion unmittelbar nach der Befruchtung, beim Keimen des Eies oder der Zygote, erfolgte. Bei niederen Organismen soll sich in der That die Reihenfolge in dieser Weise abspielen: Der Verf. führt hier die Algen Ulothrix und Hydrodictyon an, deren Ei zwei succesive Zweiteilungen erfährt und so vier Embryonen liefert; ferner die oben erwähnten Befunde Klebahns bei Desmidiaceen, bei welchen in der Zygote gleichfalls eine Vierteilung vor sich geht, die zur Bildung von Richtungskörper-ähnlichen Kernen führt; endlich seine eigenen Beobachtungen bei der Chlamydomonadine Chlorogonium, bei welcher sich die ganze Entwickelung, sowohl die geschlechtliche als die ungeschlechtliche, mit der einfachen Chromosomenzahl (n) abspielt. Bei den höheren Organismen und speziell bei den Metazoen hat nun ein Aufschub (rétard) der Reduktion der Chromosomenzahl stattgefunden, in der Art, dass dieselbe nicht schon bei der ersten Keimung des Eies, sondern erst vor der Bildung der Geschlechtszellen stattfindet. Dieser Aufschub geschah deshalb, weil nur „sous la forme de

cellules à noyau double les gamétozoaires sont arrivés à ce degré de perfectionnement que nous admirons dans le animaux supérieurs et l'homme."

Hartog (51) definiert die „Reduktionsteilung" in folgender, von dem Herkommen abweichender Weise: „meistens zeigt ein Kern, bevor er sich teilt, ebensoviel Segmente, wie bei seiner Entstehung in ihn eintraten; und so bleibt die Zahl der Segmente bei derselben Art von Generation zu Generation konstant; aber auf einem gewissen Punkt der Entwickelung ist die Zahl der bei der Teilung erscheinenden Segmente geringer als bei den vorhergegangenen Teilungen der Mutterzellen; und das wird „Reduktionsteilung" genannt." Es werden demnach in die Kategorie der „Reduktionsteilungen" auch solche Fälle gebracht, wo nach Angabe der Autoren die Chromosomen bereits zu Beginn des ersten Teilungsvorganges in reduzierter Zahl auftreten. Wo kommt nun eine derartige Reduktionsteilung vor? Bei den Metazoen ist dies gewöhnlich bei der ersten der beiden Reifungsteilungen der Fall, ebenso kommt Reduktion in der Pollenmutterzelle und bei der ersten Teilung des Urkerns im Embryonalsack der Blütenpflanzen vor; ferner stellt der Verf. die Behauptung auf, „dass bei den Archegoniaten ausnahmslos Reduktion beim Beginn der Bildung von Tetraden von Sporen eintritt, aber nicht bei der Bildung von Spermatozoen und Oosphären, die den Geschlechtszellen der Metazoen entsprechen[1])". Demnach ist Reduktionsteilung kein Prozess, der auf die Bildung von Zellen beschränkt ist, welche speziell für geschlechtliche Verschmelzung oder Gamogenese befähigt sind. Sie ist also auch keine Vorbereitung zur Zellverschmelzung, sondern vielmehr — man vergleiche hierzu die Bemerkung Dangeards — die notwendige Folge der Zellverschmelzung. Sie dient dazu, die nutzlose Vermehrung der Chromatomeren in den Zygoten und bei den aus ihnen hervorgehenden Zellen zu verhindern.

Was zunächst die obige Fassung des Begriffs der „Reduktionsteilung" anbelangt, so sei der Verf. auf die Eingangs (pag. 855) wiedergegebene Begriffsbestimmung hingewiesen. Was ferner das Vorkommen der Reduktion bei den Archegoniaten betrifft, so glaubt Ref., dass unsere Kenntnisse von den Zahlenverhältnissen bei den Archegoniaten noch nicht genügend befestigt sind, um die Aufstellung des oben citierten kategorischen Satzes zu berechtigen, um so weniger als die betreffenden Untersuchungen von

---

1) **Hartog weist darauf hin, dass er bereits 1891, also vor Overton (1893) und Strasburger (1894) die Vermutung ausgesprochen habe, dass die Reduktion bei den Cryptogamen bei der Sporen- und nicht bei der Gametenbildung vor sich gehen müsse, da die Sporenmutterzellen den Pollenmutterzellen der Blütenpflanzen homolog sein müssen. Die Priorität Hartogs in diesem Punkte ist sowohl Strasburger als Wilson entgangen und dasselbe hat auch der Ref., wie er mit dem Ausdruck des Bedauerns hinzufügen möchte, bei Abfassung seines Lehrbuchs übersehen.**



Overton, Strasburger, Humphrey und Farmer[1]) noch ohne Kenntnis der Thatsache ausgeführt worden sind, dass bei den Metazoen eine (wahrscheinlich nur scheinbare) Reduktion der Chromosomenzahl an verschiedenen Stellen des generativen Zellencyklus (bei den ersten Furchungsteilungen, beim Auftreten der Urgeschlechtszellen) auftreten kann. Es würde vor allem nötig sein, ganz zuverlässige Angaben über die Chromosomenzahl in den Archegonien und Antheridien zu besitzen, ein Bedürfnis, dessen Erfüllung durch die anscheinend ausserordentliche Schwierigkeit der Untersuchung vorläufig noch nicht mit Sicherheit zu erwarten ist.

Die teilweise enormen Schwierigkeiten und Unsicherheiten, welche mit der Zählung der Chromosomen bei der überwiegenden Mehrzahl von Objekten verbunden sind, haben denn auch dazu geführt, aus anderen Merkmalen die Homologie der Reifungsteilungen bei den verschiedenen Metazoen- und Metaphytengruppen abzuleiten, um dadurch die Möglichkeit zu erlangen, eventuell sichere Befunde, die bei besonders günstigen Objekten gemacht werden, in Form eines Analogieschlusses auf die weniger günstigen Objekte zu übertragen.

Von diesen Gesichtspunkten aus hat es der Ref. (13, 50) unternommen, festzustellen, welche Teilungsschritte sich bei der Reifung der tierischen und pflanzlichen Geschlechtszellen einander entsprechen. Er kam zu dem Resultate (13), dass jeweils die erste Teilung bei der Pollen- und Eibildung der Phanerogamen, bei der Sporenbildung der Farne und bei der Samen- und Eireife der Metazoen homolog sind, und weiter (50), dass bei den Reifungsvorgängen zunächst der Metazoen und angiospermen Phanerogamen auch der zweite Teilungsakt weitgehende morphologische und physiologische Homologien zeigt.

Was zunächst die Prophasen der ersten Teilung anbelangt, so zeigen hier folgende Charaktere eine weite Verbreitung: frühzeitiger Eintritt der Kerne in das Knäuelstadium und lange Dauer desselben, häufig verbunden mit frühzeitiger Längsspaltung; vorübergehende Konzentrierung des Knäuels auf eine Seite des Kernraums („Synapsis“ Moores); verhältnismässig frühzeitiger Eintritt und lange Dauer einer dem „segmentierten Knäuel“ entsprechenden Phase („Diakinese“), lose Verteilung der Chromatinelemente während derselben, Neigung der Chromatinelemente zur wandständigen Lagerung, weites Auseinanderrücken der Schwesterfäden und Bildung von Ring- und Überkreuzungsfiguren in den jüngeren Entwickelungsstadien, ausserordentliche Zusammenziehung und Massenverdichtung der Chromatin-

[1]) Vergl. E. Strasburger, Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwickelungsgang der Organismen. Biol. Centralbl. 14. Bd. 1894. pag. 827 ff.



körper in den älteren Entwickelungsstadien; Auftreten eines „Hauptnukleolus" in den früheren Phasen und Hinzutreten von blässeren, „adventiven" Kernkörpern („Nebennukleolen") in den späteren Phasen; individuelle Verschiedenheiten im Verhalten der Nukleolarsubstanz; Fortbestand der Kernkörper während der Teilung.

Die erste Reifungsteilung selbst zeigt innerhalb weiter Gebiete folgende Eigentümlichkeiten: garben- und tonnenähnliche, beziehungsweise vielpolige Spindeln als Durchgangsstadien zur zweipoligen Form; Beziehungen zum heterotypischen Teilungsmodus, und zwar entweder: lange Dauer des Äquatorialplatten-Stadiums mit stark verdichteten und verkürzten Chromatin-Elementen (tierischer Typus), oder: längere Dauer der metakinetischen Phasen mit Doppel-V-, Doppel-Ω. und Kreuzfiguren (pflanzlicher Typus); „metakinetische Streckung" der Elemente; Auftreten der zusammengesetzten Chromatin-Elemente der ersten Teilung in der halben „Normalzahl"; Hinweise auf die Bivalenz der in die erste Teilung eintretenden Elemente.

Die zweite Reifungsteilung ist im allgemeinen durch folgende Merkmale charakterisiert (50): vollkommene oder teilweise Unterdrückung des vorangehenden Ruhestadiums; Auftreten von hantel- und kreuzförmigen Chromatinfiguren, und, wie Ref. hier hinzufügen möchte, bei pflanzlichen Objekten weite Verbreitung klammerförmiger Elemente.

Alles in allem ist man wohl berechtigt (50), den Reifungsvorgängen bei den Metazoen und Angiospermen zunächst auch die Vierteilungsprozesse bei der Sporenbildung der Farne, Schachtelhalme und Lebermoose als biologisch homologe Prozesse anzureihen, und zwar entsprechen sich im speziellen einander die beiden Teilungsschritte bei den Metazoen, die beiden ersten Teilungen bei der Pollen- und Embryosackbildung der Angiospermen und die beiden Teilungen bei der Sporenbildung der Cryptogamen. Aber auch die „überzähligen Teilungen" bei den Potozoen (Infusorien, Heliozoen, Gregarinen) und Thallophyten (Fucaceen, Entomophthoraceen, Diatomaceen) lassen deutliche Beziehungen zu den Reifungsvorgängen bei den höheren Tieren und Pflanzen hervortreten. Und zwar ist es nicht nur der Charakter dieser bei den niederen Organismen auftretenden Mitosen als „überzähliger Teilungen" (Klebahn), d. h. solcher, deren Produkte, scheinbar ohne eine bestimmte physiologische Bedeutung zu erlangen, der Auflösung anheimfallen, es sind auch nicht nur die immer (wenigstens indirekt) hervortretenden Beziehungen zu den Fortpflanzungsvorgängen, welche auf eine solche Homologie hinweisen, — auch gewisse Einzelheiten, so die unmittelbare Aufeinanderfolge der betreffenden Teilungen, die sonderbaren breiten Garbenformen der Spindeln, sprechen entschieden zu Gunsten einer derartigen Zusammenfassung.

Mit Rücksicht auf die auch von Strasburger u. a. betonte verschiedene Stellung, welche diese Teilungsprozesse im Entwickelungscyklus der Organismen einnehmen (Reifung der Geschlechtszellen, Bildung der ungeschlechtlichen Spore, Keimung der Zygote), liegt es nun nahe, zu fragen, ob es sich hier nicht überhaupt um Prozesse handelt, denen eine allgemeinere Verbreitung und damit eine allgemeinere biologische Bedeutung zukommt, um Prozesse also, welche gewissermassen erst in sekundärer Weise innerhalb weiter Gebiete auch noch zur Erzielung der Chromosomen-Reduktionen benutzt worden sind.

Wie gezeigt wurde (pag. 909), hat auch Strasburger eine Idee ausgesprochen, welche auf etwas Ähnliches hinauskommt. Strasburger unterscheidet zwischen „generativen" Kernteilungsprozessen, welche der Bildung der Geschlechtszellen stets vorausgehen, und zwischen den Reduktionsteilungen. In gewissen Fällen, so bei den Diatomeen und Metazoen, können beide Prozesse zusammenfallen. Eine Notwendigkeit hiezu besteht aber durchaus nicht.

Nach Ansicht des Ref. (50) würde sich die Sache etwas anders verhalten. Nach mündlicher Mitteilung von Haberlandt kommen im Pflanzenreich vielfach „vorbereitende Teilungen" vor, d. h. Teilungsakte, durch welche die Herausdifferenzierung gewisser Organe aus dem Bildungsgewebe eingeleitet wird und welche zur Entstehung einer Anzahl von Nebenzellen führen. Diese Nebenzellen, welche also Schwesterzellen der eigentlichen Organ-Mutterzellen darstellen, sind am morphologischen Aufbau der betreffenden Organe nicht beteiligt und stehen anscheinend auch in keiner Beziehung zur physiologischen Funktion derselben. Solche vorbereitende Teilungsakte finden sich nach Haberlandt bei der Bildung der Spaltöffnungen, bei der Entstehung der Bastbündel und der Ölgänge, und, wie Ref. hinzufügen möchte, bei der Bildung der Archesporzelle in der Samenknospe der Phanerogamen. Haberlandt hat damals schon diese Vorgänge in eine gewisse Parallele zu den Reifungsteilungen der Geschlechtsprodukte gesetzt.

Ähnliche häufig in Form von ausgesprochenen Vierteilungen sich darstellende Vorgänge sind nun auch zoologischerseits, und zwar speziell bei der frühen Embryonalentwickelung verschiedener Tiere, bekannt geworden. So hat Ref. (12) bei der Entwickelung des Cyklops-Eies einen Vorgang gefunden, der einen Vergleich mit der Richtungskörperbildung nahe legte. Bei diesem Objekt sondert sich die Stammzelle der Genitalanlage beim fünften Furchungsschritt von der centralen Entodermzelle. Während nun die letztere, dem allgemeinen Furchungsgang folgend sich bald darauf abermals teilt, setzt die Stammzelle der Urgenitalzellen während

zweier Teilungsstufen aus, um sich dann rasch hintereinander zweimal zu teilen. Von den vier Enkelzellen bilden sich nur zwei zu wirklichen Urgenitalzellen um, während die beiden anderen Zellen keine besondere Differenzierung zeigen. In dieser auffälligen Unstetigkeit des Teilungsvorgangs und in der offenbaren Ungleichheit der Produkte sah Ref. einen Hinweis darauf, dass es sich bei der ersten Spaltung der Stammzelle um einen „vorbereitenden" Teilungsakt handelt.

Vorgänge, welche in noch viel augenfälligerer Weise an die Reifungserscheinungen erinnern, hat Jennings[1]) bei der Embryonalentwickelung eines Rädertiers, Asplanchna herrickii, beschrieben. Bei der Differenzierung der ento-mesodermalen Elemente kommt es hier an drei Stellen zur Bildung von Zwerg-Schwesterzellen, welche durchaus das Ansehen von Richtungskörpern haben.

Ganz ähnliches ist auch bei anderen Objekten gefunden worden. Nach einer Zusammenstellung bei Wilson (67) haben Lillie bei Unio, Heymons bei Umbrella, Mead bei Amphitrite, von Wiercejski bei Physa und Conklin bei Crepidula derartige Befunde gemacht und Wilson selber hat bei zwei Polychäten, nämlich bei Aricia foetida und Spio fuliginosus, die Beobachtung gemacht, dass die sogenannten „primären Mesoblasten" oder Polzellen des Mesoderms, ehe sie dem Mesodermstreifen den Ursprung geben, ein Paar äusserst kleiner oberflächlicher Zellen hervorknospen lassen. Bei Nereis hat Wilson an Stelle dieser zwei rudimentären Zellen eine Gruppe von 6—8 etwas grösseren gefunden. Dieselben werden hier nicht nur von den primären Mesoblasten, sondern auch von den vier Makromeren vor der weiteren Zerlegung derselben geliefert. Wilson meint: „Vom physiologischen Standpunkt aus ist der Fortbestand von rudimentären Zellen bei der Furchung ein Problem von hohem Interesse. Wenn man den analogen Fall der Richtungskörper ins Auge fasst, so ist man zu der Annahme versucht, dass die Bildung der „rudimentären Enteroblasten" (so werden die Zellen bei Nereis wegen ihrer Beteiligung bei der Bildung der Mitteldarmwandung genannt) in irgend einer Weise verbunden ist mit der endgültigen Umwandlung der Kernsubstanz. Es ist aber gleicherweise möglich, dass die Entfernung der cytoplasmatischen Substanz dieser Zellen eine notwendige Bedingung für die Differenzierung des mesoblastischen Materials ist." Man denkt bei dieser Darlegung unwillkürlich an die alte Anschauung Weismannns, wonach es sich bei der Ausstossung des ersten Richtungskörpers um die Entfernung des ovogenen Kernteils aus der Eizelle handle.

[1]) H. S. Jennings, The early development of Asplanchna Herrickii de Guerne. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harv. Coll. Vol. 30. 1896.



Er sei hier noch eine kurze Mitteilung von Němec (61) erwähnt, welche sich gleichfalls auf die Frage nach der Homologie der tierischen und pflanzlichen Reifungserscheinungen bezieht. Ref. (13) hatte in den weitgehenden morphologischen und physiologischen Übereinstimmungen, welche die tierischen und pflanzlichen Reifungserscheinungen zeigen, eine Stütze für den Schluss gesehen, dass denselben eine homologe biologische Bedeutung zukommt. Indem Němec auf diese Folgerung Bezug nimmt, stellt er die Ansicht auf, dass, wenn diese Übereinstimmungen überhaupt einen Wert haben sollen, erwiesen sein müsse, dass die cytologischen Eigentümlichkeiten der generativen Elemente wirklich nur diesen und nicht auch den vegetativen Geweben eigen sind. Die Untersuchungen des Verf. beziehen sich hauptsächlich auf die Entstehung der achromatischen Figur, bezüglich deren der Verf. darauf aufmerksam gemacht hatte, dass sowohl bei der tierischen als bei der pflanzlichen Geschlechtszellen-Reife häufig pluripolare Spindeln als Durchgangsphasen der bipolaren Figur zu beobachten sind. Němec kommt bei verschiedenen Pflanzen (Equisetum, Pinus, Abies, Allium) zu dem Ergebnis, dass die primär pluripolaren Figuren sich in der That nur im Fortpflanzungsgewebe finden, während die Teilungsfiguren der vegetativen Zellen durchweg primär bipolar sind. Der Verf. fragt, ob nicht möglicherweise die primäre Bipolarität der achromatischen Figur im vegetativen Gewebe mit der Bipolarität der betreffenden Organe zusammenhängt, während auf die polycentrische und radiäre Ausbildung der Figur im sporogenen Gewebe, resp. in den Sporen- und Pollenmutterzellen das relative Freiwerden dieser Zellen vom umgebenden Gewebe nicht ohne Einfluss bleibt. Ref. möchte hier darauf aufmerksam machen, dass bei den pluripolaren Richtungsspindelanlagen im Ei von Cyklops und Ascaris die Form des Eies wohl schwerlich einen entscheidenden Einfluss auf die Gestalt der Spindel ausübt, da die betreffenden Spindelanlagen an der Eiperipherie gelagert sind, und dass wir auf der anderen Seite in den ziemlich freiliegenden Blastomeren der tierischen Eier durchweg bipolare Spindeln finden.

Im Gegensatz zu den letztgenannten Autoren beschränkt sich R. Hertwig (52) bei seinem Erklärungsversuche im wesentlichen auf die Betrachtung der tierischen Reifungserscheinungen, indem er hauptsächlich auf das seinen eigenen Untersuchungen nächstliegende Gebiet der Einzelligen Rücksicht nimmt.

Der Verf. vergleicht zunächst die beiden Richtungsteilungen von Actinosphaerium mit denjenigen der Infusorien. In beiden Fällen handelt es sich um zwei unproduktive Teilungen, und ausserdem ist noch eine dritte vorhanden, bei Actinosphaerium die Primärkaryokinese, welche die zur

Befruchtung nötige Zweizahl der Individuen schafft, bei den Infusorien, die der Befruchtung vorangehende Teilung, welche in jedem Individuum einen Wanderkern und einen stationären Kern erzeugt und es so ermöglicht, dass eine Kreuzbefruchtung stattfinde und eine Wiedertrennung der Individuen vor sich gehen kann. Jedenfalls bleibt auf Grund dieser dritten Teilungsprozesse in beiden Fällen die ursprüngliche Zahl einkerniger Individuen gewahrt und Verf. stellt darnach die Vermutung auf, dass für Protozoen, welche aus der Befruchtung hervorgehen, ein gewisses Normalmass des Körpers und ein gesetzmässiges Grössenverhältnis von Kern und Protoplasma gewahrt bleiben müsse.

Im weiteren geht R. Hertwig von der Voraussetzung aus, dass die Angaben bezüglich der Bildung von nur einem einzigen Richtungskörper bei Actinophrys (Schaudinn), Monocystis (Wolters) und Noctiluca (Ishikawa) richtig seien, einer Voraussetzung, die der Verf. selber indessen keineswegs für erwiesen hält. Durch Vergleich der eben genannten Formen mit den übrigen Protozoen und Protophyten, für welche die betreffenden Verhältnisse bis jetzt untersucht worden sind, kommt R. Hertwig zu dem Satze, dass mit den Befruchtungsvorgängen sich äusserst charakteristische Vierteilungen der kopulierenden Zellen verbinden, dass aber die Art, wie diese Vierteilungen zu stande kommen, eine sehr mannigfaltige ist. Bei Actinosphaerium und bei den Infusorien gehen beide Teilungsprozesse in Form unproduktiver Teilungen der Conjugation voran; bei anderen Formen (Diatomeen, Actinophrys, Noctiluca, Monocystis) führt nur die erste Teilung zu einer echten Richtungskörperbildung, die zweite Teilung, welche die Bildung eines zweiten Richtungskörpers vertritt, unterscheidet sich von der ersten dadurch, dass beide Teilprodukte Verwendung finden und zwar erfolgt bei den Diatomeen diese zweite Teilung vor, bei Noctiluca und Monocystis während, bei den Diatomeen nach der Befruchtung. Bei den Desmidiaceen (Klebahn) und wahrscheinlich bei Spirogyra (Chmielevsky) treten dagegen beide die Richtungskörperteilungen ersetzenden Karyokinesen erst nach der Befruchtung auf. R. Hertwig kommt demnach zu dem Schluss, dass die Vierteilungen in den einzelnen Tierabteilungen unabhängig aus gleichen physiologischen Ursachen entwickelt wurden, dass sie dagegen nicht auf eine von gemeinsamen Urformen ererbte Entwickelungsweise zurückzuführen sind. Es giebt im Leben der Organismen, besonders im Leben der einzelnen Zelle eine Menge von Erscheinungen, welche nicht phylogenetisch, sondern nur aus ihrer physiologischen Bedeutung heraus verständlich gemacht werden können. Was nun die physiologische Bedeutung der Richtungskörper anbelangt, so glaubt R. Hertwig, wie bereits erwähnt wurde, auch bei Actinosphaerium eine

während der Richtungskörperbildung herbeigeführte Reduktion der Chromatin-*Masse* festgestellt zu haben, dagegen hält er von vornherein eine Reduktion in der Anzahl der Chromosomen für unwahrscheinlich, weil der Prozess ja sonst über das Ziel hinausschiessen und zu einer Vierteilung der Chromatinmasse führen würde. Abgesehen von der Reduktion der Chromatin-Masse scheinen dem Verf. noch weitere Vorteile der Richtungskörperbildung darin zu liegen, dass durch dieselbe eine *Reorganisation* des ganzen Zellkörpers hervorgerufen werde. Speziell durch die Centrosomen, welche bei Actinosphaerium nur bei den Richtungskörper-Karyokinesen auftreten, werde unzweifelhaft eine intensivere Wechselwirkung zwischen Kern und Protoplasma hervorgerufen, als es ohnedem der Fall sein würde.

Was die Reduktionserscheinungen bei Actinosphaerium anbelangt, so hat Ref. bereits oben (pag. 866), darauf hingewiesen, dass die betreffenden Bilder doch eine recht auffällige Ähnlichkeit mit den entsprechenden Vorkommnissen bei Metazoen und Metaphyten zeigen und also sehr wohl einen wirklichen Reduktionsvorgang einschliessen mögen.

Zusammenfassung.

Die grosse Mehrzahl der Untersucher hat in erster Linie die Lösung des Reduktionsproblems im Auge gehabt. Nicht wenige der genannten Forscher haben dabei der Meinung Ausdruck gegeben, dass wir uns zur Zeit bezüglich des Verlaufs und der Bedeutung der Reifungsteilungen in einem Zustand gründlicher Zerfahrenheit, in einem Tohu-bohu, wie *Carnoy* sich ausdrückt, befinden.

Wenn es schon an und für sich unwahrscheinlich ist, dass auf einem Gebiet, auf welchem so viele, teilweise mit ausserordentlicher Erfahrung ausgerüstete Untersucher gemeinsam thätig sind, anstatt einer zunehmenden Klärung eine zunehmende Verwirrung sich einstellt, so glaube ich speziell bezüglich der Untersuchungen der letzten Jahre behaupten zu dürfen, dass die Fragestellung in vielen Punkten eine bestimmtere geworden ist und dass wir damit auf dem besten Wege sind, schliesslich einmal doch zu einer Verständigung zu gelangen.

Noch vor wenigen Jahren, zur Zeit, als *Rückert* an dieser Stelle über die Chromatin-Reduktion referierte, lautete die Fragestellung bezüglich der *Metazoen*: wie entstehen die Vierergruppen, beziehungsweise die ihnen homologen Gebilde? Heute dürfen wir, nachdem für eine ganze Anzahl von Objekten die Entstehung der Vierergruppen und ihre Zusammensetzung nach der Formel $\left\{\begin{matrix} a & b \\ a & b \end{matrix}\right\}$ mit Sicherheit klargelegt worden

ist, die Frage stellen: zeigen die Vierergruppen und die ihnen homologen Gebilde bei allen Metazoen die nämliche Entstehungsweise, Zusammensetzung und Zerlegung? und, falls dies der Fall sein sollte, findet im zweiten Teilungsschritt stets eine Zerlegung der Zweiergruppen und der ihnen homologen Gebilde statt oder ist bei manchen Formen die Zusammenziehung der beiden Teilungsschritte noch nicht so weit fortgeschritten, dass nicht doch noch eine zweite Längsspaltung interveniert?

Es scheint mir, dass auch auf botanischem Gebiete, trotz der ausserordentlichen Verschiedenheit der Endergebnisse, eine Reihe von Thatsachen als gesichert anzunehmen ist und dass dieser Thatbestand nunmehr zu einer ganz bestimmten Fragestellung führen muss. Jene Thatsachen sind, wie hier nochmals wiederholt werden soll,

erstens das weit verbreitete Auftreten stark verdichteter, zweilappiger, block- oder kreuzförmiger Elemente im Asterstadium und das Vorkommen der Doppel-V und Doppel-Ω in der Metakinese der ersten Teilung,

zweitens das Vorkommen einer zweireihigen Anordnung der Chromatinkörnchen in den Spalthälften der Doppelfadensegmente,

drittens das Auftreten klammerförmiger Figuren in der zweiten Teilung.

Wie wir ferner gesehen haben, weichen die Angaben der Untersucher, welche eine zweite Längsspaltung beobachteten, hauptsächlich bezüglich der beiden Fragen ab: ist der, bei einigen Objekten schon frühzeitig in einer zweireihigen Anordnung der Chromatinkörnchen zu Tage tretende zweite Längsspaltungsvorgang bei der Bildung der Chromatinfiguren der ersten Teilung beteiligt? und ebenso, spielt dieser Prozess eine Rolle bei der Bildung der Klammern der zweiten Teilung oder tritt er erst an diesen selber zu Tage?

Bei dieser Sachlage dürfte sich wohl das Hauptaugenmerk der botanischen Untersucher in Zukunft auf die Verbreitung und Bedeutung dieser zweireihigen Anordnung der Chromatinkörnchen der primären Spalthälften richten.

Wir sehen, dass in den letzten Jahren in verschiedener Hinsicht die Fragestellung eine bestimmtere geworden und dass die Entwickelung des ganzen Problems immerhin in einem stetigen Fortschritt begriffen ist.

Ehe die genannten Punkte aber vollständig aufgeklärt sind, wird es nicht zu einer endgültigen Lösung der Frage kommen, haben die Reifungserscheinungen thatsächlich die Bedeutung, eine quantitative, qualitative oder numerische Reduktion der Chromatinsubstanz, beziehungsweise der Chromosomenzahl herbeizuführen?

Nach dem jetzigen Standpunkt unserer Kenntnisse dürfen wir in dieser Hinsicht wohl nur folgendes sagen:

Was die quantitative Reduktion der Chromatinmasse anbelangt, so können wir von vornherein nicht beurteilen, ob ein solcher Vorgang überhaupt eine wichtige physiologische Bedeutung hat, da wir nicht wissen, welche Bedeutung die Menge des Chromatins für das Kern- und Zellenleben haben und andererseits aus den Befunden hervorzugehen scheint, dass diese Menge während des individuellen Kernlebens überhaupt eine sehr veränderliche Grösse ist.

Was die numerische Reduktion betrifft, so sprechen die Befunde bei Gryllotalpa, bei den Copepoden, Seeplanarien, Pulmonaten, Hemipteren und bei Ophryotrocha, sowie bei Allium und Iris thatsächlich dafür, dass eine solche durch das Mittel einer Reduktionsteilung zustande kommt, und auch zahlreiche entgegenstehende Beobachtungen, so diejenigen bei Ascaris, bei den Liliaceen und bei Najas gaben wenigstens übereinstimmend zu, dass die Reifungserscheinungen mit einer numerischen Reduktion verbunden sind[1]).

Bezüglich der qualitativen Reduktion kann heutzutage nicht entschieden werden, ob die einzelnen Chromosomen wirkliche selbständige und qualitativ verschiedene Individuen darstellen und ob somit die Reduktionsteilung eine qualitative Scheidung herbeiführen kann. Auf der einen Seite sprechen allerdings die alten Boverischen Befunde bei der Furchung des Ascaris-Eies, gewisse Beobachtungen bei rasch aufeinanderfolgenden Teilungen im Salamandra-Epithel und bei den Phanerogamen, ferner die vielfach beobachtete Forterhaltung der Chromosomen zwischen der ersten und zweiten Reifungsteilung und wohl nicht zum Wenigsten die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Chromatinsubstanz während der Embryonalentwickelung von Cyclops zu Gunsten der „Individualitäts-Hypothese", aber auf der anderen Seite treten gerade neuerdings wieder einige Forscher (Carnoy, R. Hertwig[2]) mit Beobachtungen hervor, welche ihrer Deutung gemäss gegen die Annahme einer Individualität und damit wohl auch einer qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen sprechen.

Der zweite Punkt, auf welchen das Augenmerk einer Anzahl von Forschern bei der Untersuchung der Reifungsteilungen zur Zeit gerichtet ist, ist die Frage, welche Vorgänge in der übrigen Organismenwelt mit den Reifungserscheinungen der Metazoen und Phanerogamen zu vergleichen sind und speziell, an welcher Stelle des Entwickelungscyklus solche homologe Prozesse vorkommen können.

---

[1]) Auf die sich widersprechenden Befunde bei Salamandra, bei den Selachiern und bei den Farnen soll hier nicht Rücksicht genommen werden.

[2]) Ganz neuerdings auch R. Fick auf Grund von Untersuchungen am Amphibien-Keimbläschen. Vergl. Verh. Anat. Ges. (Tübinger Versammlung). 1899.



Es sind, wie hier kurz zusammengefasst werden soll, hauptsächlich vier verschiedene Ansichten unabhängig voneinander aufgestellt worden.

Strasburger (33) unterscheidet zwischen „generativen" Kernteilungen, welche der Bildung der Geschlechtsprodukte vorangehen und dieselben zur weiteren, selbständigen Entwickelung unfähig machen, und den Reduktionsteilungen. Bei den Diatomeen und Metazoen fallen beide Prozesse zusammen, bei Fucus folgen sie sich unmittelbar hintereinander, während sie bei den Bryophyten, Pteridophyten und Phanerogamen durch eine ganze Generation voneinander getrennt sind. Bei gewissen niederen Algen ist der Reduktionsprozess noch an seiner ursprünglichen Stelle, nämlich bei der Keimung der Zygoten, zu beobachten und erweist damit seinen wirklichen Charakter als eine Rückkehr zur ursprünglichen Chromosomenzahl, welche den Organismen zukam, ehe sie zur geschlechtlichen Fortpflanzung übergingen. Ähnliche Ansichten hat, wie wir gesehen haben, auch Dangeard (69) geäussert.

Wilson (66) hat die Zwergzellenbildungen bei der Embryonalentwickelung verschiedener Mollusken, Polychäten und Rädertiere mit der Richtungskörperbildung morphologisch und physiologisch verglichen.

Ref. (13, 50) ist zu der Ansicht gelangt, dass die beiden Teilungen der tierischen Ei- und Samenreife, die beiden ersten Teilungsschritte im rudimentären Angiospermen-Prothallium, die Vierteilungsprozesse der Kryptogamen und ebenso die „Richtungskörperbildung" vor der Konjugation der Einzelligen in die Kategorie der „vorbereitenden" oder „überzähligen" Teilungen gehören, welche bei der tierischen und pflanzlichen Gewebsdifferenzierung an den verschiedensten Stellen zur Beobachtung gelangen.

Ref. möchte hierzu noch folgende ergänzende Bemerkungen machen:

Im generativen Zellencyklus der Organismen scheinen im allgemeinen an **zwei** Stellen derartige „vorbereitende" Teilungen vorzukommen. An einer dieser Stellen (bei den Metazoen vor der Bildung der Geschlechtsprodukte, bei den Bryophyten, Pteridophyten und Phanerogamen am Beginn der Geschlechtsgeneration) können dann diese Teilungen in den Dienst des Reduktionsprozesses getreten sein.

Bei den Metazoen kennen wir im allgemeinen nur den einen hierher gehörigen Vorgang, nämlich die der Bildung der Geschlechtsprodukte vorangehenden „vorbereitenden" Teilungen, die Reifungsteilungen (Gametenreife).

Bei den Phanerogamen (und zwar sowohl bei den Angiospermen als auch bei den Gymnospermen) heben sich dagegen, wenigstens bei der Pollenbildung, deutlich zwei solcher Stellen hervor. Es sind dies die beiden ersten

Teilungen, welche mit den Reduktionserscheinungen verbunden sind (Sporenreife?), und der generative Teilungsakt, welcher zur Bildung zweier gleichwertiger Geschlechtszellen führt (Gametenreife?). Demnach sind die beiden Erscheinungen, welche bei der tierischen Samenreife im Vierteilungsprozess zusammenfallen, nämlich der Reduktionsvorgang und die Bildung gleichwertiger Geschlechtszellen, bei der Pollenbildung auf zwei verschiedene Teilungsstufen verlegt.

Bei den Gefässkryptogamen kennen wir bis jetzt nur den die Sporenbildung einleitenden Vierteilungsprozess (Sporenreife). Morphologisch zeigt er eine grosse Ähnlichkeit mit den Teilungen der tierischen Ei- und Samenreife und den beiden ersten Teilungsakten der Embryosack- und Pollenbildung der Angiospermen. Die Teilungsvorgänge, welche der Bildung der Geschlechtszellen vorangehen (Gametenreife), sind dagegen so gut wie unbekannt.

Bei den Fucaceen ist, wie Strasburger hervorgehoben hat, der Vierteilungsprozess, mit welchem die Reduktionserscheinungen verbunden zu sein scheinen, von einem besonderen „generativen“ Teilungsprozess gefolgt, welcher vielleicht mit der generativen Teilung bei der Pollenbildung der Phanerogamen verglichen werden kann.

Bei den Einzelligen sind gleichfalls Spuren davon vorhanden, dass im Entwickelungscyklus an zwei Stellen derartige vorbereitende Prozesse vorkommen, nämlich einerseits vor der Konjugation, anderseits vor der Sporenbildung. Ref. hat bereits oben (p. 870) daran zu erinnern Gelegenheit gehabt, dass bei den Gregarinen, Infusorien und Desmidiaceen an letzterer Stelle, beziehungweise in einer der Sporozoïtenbildung zeitlich entsprechenden Phase, besonders beschaffene, durch morphologische Eigenartigkeiten ausgezeichnete Teilungsvorgänge zu beobachten sind, welche in mancher Hinsicht den vor der Konjugation auftretenden Reifungserscheinungen (der Gametenreife) ähnlich sind und vielleicht eine zweite Kategorie von „vorbereitenden“ Prozessen (die Sporenreife oder Nachreife) darstellen.

Die vierte Ansicht ist die von R. Hertwig (52), welcher speziell die Befunde bei den Einzelligen miteinander vergleicht und zu der Ansicht kommt, dass die charakteristischen Vierteilungen, mögen sie unproduktiv sein oder zur Bildung gleichwertiger Geschlechtsprodukte führen, mit den Befruchtungsvorgängen verknüpft sind, aber zu denselben in verschiedene zeitliche Beziehungen treten können. Sie können bald vor, bald nach der Befruchtung auftreten, in einzelnen Fällen können die beiden der Richtungskörperbildung entsprechenden Teilungen sogar den Befruchtungsprozess zwischen sich einschliessen.

Blicken wir auf die genannten Versuche, das gesamte vorhandene

Vergleichsmaterial zusammenzufassen, zurück, so tritt vor allem die Ungleichwertigkeit unserer thatsächlichen Kenntnisse hervor. Während wir über die Reifungserscheinungen der Metazoen, der Angiospermen und gewisser Gymnospermen (Cycadeen, Ginkgo), und ebenso über diejenigen einiger Protozoen- und Protophytengruppen nachgerade recht gut unterrichtet sind, wenigstens, was das Gesamtbild der Vorgänge anbelangt, stellen vor allem die Kryptogamen noch manche dankenswerte Aufgabe. Es wäre namentlich von grossem Interesse, die Vorgänge in den Archegonien und Antheridien der Farn-Prothallien kennen zu lernen, um zu sehen, ob nicht auch hier bei der Ei- und Samenfädenbildung „vorbereitende" Teilungsprozesse vorkommen. Auch einige der bereits untersuchten Protozoen würden wohl mit Erfolg wiederaufzunehmen sein, hauptsächlich bezüglich der Frage, ob es wirklich Formen mit nur einem einzigen Richtungskörper giebt.

Es wird nun freilich nicht in allen Fällen möglich sein, den ganzen Verlauf der Reifung, namentlich auch das Verhalten des Chromatins in seinen Einzelheiten, schrittweise zu verfolgen — die Liliaceen und Ascaris beweisen, dass auch bei viel untersuchten Objekten eine vollkommene Klärung nicht so leicht zu erlangen ist —, dagegen wird es angängig sein, bei dem Vergleich der verschiedenen Befunde sich an bestimmte, besonders hervortretende morphologische Merkmale, z. B. das Aussehen der Chromatinfiguren, die Beschaffenheit der achromatischen Teilung, zu halten und aus dem Vorkommen derartiger Merkmale Rückschlüsse auf den allgemeinen Charakter und die physiologische Bedeutung des betreffenden Teilungsprozesses zu ziehen. Je weiter sich dann unsere Kenntnis der Reifungserscheinungen ausbreitet, umsomehr werden wir in die Lage kommen, uns ein Urteil über den Wert und die allgemeine Gültigkeit derartiger Merkmale zu bilden.

In immer weiterem Umfang wird es daher für den Untersucher auf jedem einzelnen Gebiete notwendig sein, sich mit den homologen Erscheinungen auf den Nachbargebieten einigermassen bekannt zu machen. Es giebt ja heute keine Lehre von den Reifungserscheinungen der Wirbeltiere oder der Angiospermen mehr, vielmehr sind wir auf gutem Wege zu einer allgemeinen Reifungslehre zu gelangen und damit auch auf diesem Gebiete die Einheitlichkeit der Lebenserscheinungen nachzuweisen. Es war die Aufgabe dieses Referates, dem Leser das Eindringen in die verschiedenen Nachbargebiete zu erleichtern und zu einer zunehmenden Verständigung und damit zum weiteren Ausbau der allgemeinen Reifungslehre beizutragen.

III.

Über die Entstehung des Corpus luteum der Säugetiere.

Von

J. Sobotta, Würzburg.

Litteratur.

A. Litteratur vor 1895 (alphabetisch geordnet).

1. v. Baer, C. E., De ovi mammalium et hominis genesi epistola. Lipsiae 1827.
2. Barry, M., Researches in Embryology. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London for the year 1839. T. II.
3. Van Beneden, E., Contribution à la connaissance de l'ovaire des mammifères. Arch. de Biol. T. I. 1880.
4. Benckiser, Zur Entwickelungsgeschichte des Corpus luteum. Arch. f. Gyn. Bd. XXIII. 1884.
5. Beigel, Zur Naturgeschichte des Corpus luteum. Arch. f. Gyn. Bd. XXVII. 1888.
6. Beulin, J., Das Corpus luteum und der obliterierte Follikel. Inaug.-Diss. Königsberg. 1879.
7. Bischoff, Th. C. W., Entwickelungsgeschichte des Kanincheneies (1842), Hundeeies (1845), des Meerschweinchens (1852) und des Rehes (1854).
8. Call u. Exner, Zur Kenntnis des Graafschen Follikels und des Corpus luteum beim Kaninchen. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. Bd. LXXII. Abt. III. 1875.
9. Crety, Contribuzione alla connoscenza dell' ovario dei Chirotteri. Ricerche fatte nel laborat. di anat. norm. della R. Univ. di Roma. Vol. III. t. 3. 1893.
10. Dalton, J. C., Report on the Corpus luteum. Transact. of the Amer. Gyn. Soc. Vol. II. 1878
11. Graaf, R. de, De mulierum organis generationi inserventibus tractatus novus. Leiden 1672.
12. Grohe, Über den Bau und das Wachstum des menschlichen Eierstocks und einige krankhafte Störungen desselben. Virchows Arch. Bd. XXVI. 1863.
13. Harz, Beiträge zur Histologie des Ovariums der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. 1893.

14. His, W., Beobachtungen über den Bau des Säugetiereierstocks. Arch. f. mikr. Anat. Bd. I. 1865.
15. Hölzl, H., Über die Metamorphosen des Graafschen Follikels. Virchows Archiv. Bd. CXLIII. 1893.
16. Mac Lead, J., Contributions à l'étude de la structure de l'ovaire des mammifères. Arch. de biol. T. I. 1880.
17. Meckel von Hemsbach, Die Bildung etc. im Vergleich mit dem Graafschen Follikel und der Decidua des Menschen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. III. 1851.
18. Nagel, W., Das menschliche Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1888.
19. Paladino, G., Ulteriori Ricerche sulla distruzione e rinnovamento continuo del parenchima ovarico nei mammiferi. Napoli 1887.
20. Paterson in Edinb. medic. and surg. journ. Vol. LIII. 1840.
21. Pflüger, Über die Eierstöcke der Säuger und des Menschen. Leipzig 1863.
22. Schottländer, Über den Graafschen Follikel, seine Entstehung beim Menschen und seine Schicksale beim Mensch und Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI. 1893.
23. Schrön, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie des Eierstocks der Säugetiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XII. 1863.
24. Schulin, K, Zur Morphologie des Ovariums. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX. 1881.
25. Slavjansky, Zur normalen und pathologischen Histologie der Graafschen Bläschen des Menschen. Virchows Arch. Bd. LI. 1870.
26. Spiegelberg, Über die Bildung und Bedeutung des gelben Körpers im Eierstock. Monatsschr. f. Geb. u. Gyn. Bd. XXVI. 1865.
27. Tait, The corpus luteum. Lancet Vol. I. Nr. 1. 1892.
28. Waldeyer, W., Eierstock und Ei. Leipzig 1870.
29. Zwicky, De corporum luteorum origine atque transformatione. Diss. inaug. Turici 1844.

B. Neuere Litteratur von 1895 an (chronologisch geordnet).

30. Sobotta, J., Über die Bildung des Corpus luteum bei der Maus. Anat. Anz. Bd. X. Nr. 15. **1895.**
31. Derselbe, Idem. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. **1896.**
32. Nagel, W., Die weiblichen Geschlechtsorgane. Handbuch der Anatomie des Menschen. herausg. von K. v. Bardeleben. Bd. VII Teil II. Abt. 1. Jena **1896.**
33. Sobotta, J., Über die Bildung des Corpus luteum beim Kaninchen etc. Anat. Hefte. Bd. VIII. **1897.**
34. Heape, W., The Menstruation and Ovulation of Macacus Rhesus, with Observations on the changes undergone by the discharged Follicle. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London. Vol. 188. **1897.**
35. v. Koelliker, A., Über die Entwickelung der Graafschen Follikel. Sitzungsber. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg **1898.**
36. Derselbe, Über Corpora lutea atretica bei Säugetieren. Verh. d. anat. Gesellsch. Kiel. **1898.**
37. Clark, J. G., Ursprung, Wachstum und Ende des Corpus luteum nach Beobachtungen am Ovarium des Schweins und des Menschen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. **1898.**
38. Sobotta, J., Noch einmal zur Frage der Bildung des Corpus luteum. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LIII. **1898.**
39. Stratz, C. H., Der geschlechtsreife Säugetiereierstock. Eine von der Utrechter Gesellschaft für Kunst und Wissenschaft gekrönte Preisschrift. Haag **1898.**
40. Rabl, H., Beitrag zur Histologie des Eierstocks des Menschen und der Säugetiere etc. Anat. Hefte. Bd. XI. **1898.**

41. Sobotta, J., Über das Corpus luteum der Säugetiere. Verh. d. anat. Ges. Tübingen. 1899.
42. E. v. Beneden für Honoré über Corpus luteum beim Kaninchen. Diskussion zu 41. 1899.
43. Bellog, G., Recherches sur l'origine des corps jaunes de l'ovaire chez le rat e le cochon d'Inde. Comptes rend. de l'association des anatomistes, publiés par le prof. A. Nicolas 1. sess. Paris 1899. (Citiert nach v. Beneden 42.)

Von der Redaktion der Ergebnisse aufgefordert, ein Referat über die Litteratur der Entwickelung des Corpus luteum der Säugetiere zu übernehmen, hielt ich es für das Beste, diesen Bericht nicht derartig zu gestalten, dass die gesamte ältere Litteratur über den Gegenstand, die bekanntlich als ziemlich unfruchtbar bezeichnet werden muss, hier nochmals durchgesprochen wird. Es ist dies in letzter Zeit erst ausser vom Referenten (31, 33) auch von anderer Seite[1]) geschehen, auch würde es dem Sinne dieses Berichtes ebensowenig wie dem Interesse der Leser entsprechen, auf die frühere Litteratur einzugehen, da die älteren Arbeiten vor 1895 fast sämtlich nur das entwickelte nicht das sich entwickelnde Corpus luteum behandeln. Ich begnüge mich daher, hier zwar ein — soweit möglich — vollständiges[2]) Litteraturverzeichnis auch der älteren Arbeiten zu geben, nicht aber jede der früheren Publikationen nochmals im Texte zu erwähnen. Wer sich trotz der neueren Untersuchungen noch für die älteren Mitteilungen interessiert, findet dieselben bei Waldeyer (28), dem Referenten (31, 33), und den in Anmerkung 1 genannten Autoren. Ich beschränke mich also hier auf eine genauere Berücksichtigung nur der jüngeren Litteratur.

Wir dürfen als Wendepunkt in unseren Anschauungen über die Entstehung des Corpus luteum eine im Jahre 1895 zuerst publizierte Mitteilung des Referenten (30) bezeichnen und zwar aus zwei Gründen; erstlich weil in derselben zum erstenmal der Weg der Untersuchung beschritten wurde, der — an sich schon der natürlichste — einzig und allein zum Ziele führen kann, zweitens weil für eine Säugetierspecies (Maus) der ganze Prozess der Entwickelung des Corpus luteum an einer lückenlosen Serie verfolgt wurde. Dabei wurde die Abstammung der Elemente des Corpus luteum unzweifelhaft festgelegt, zugleich aber ergab sich, dass die früher darüber geäusserten Vermutungen nicht zutreffend waren.

Seitdem sind vom Referenten sowohl wie von anderer Seite weitere Beiträge bei anderen Säugetieren geliefert worden. Diese hier zusammen-

1) So von Stratz (39), Heape (34) u. a.

2) Auf absolute Vollständigkeit macht das Verzeichnis keinen Anspruch. Eine solche wirklich zu erreichen, muss ich nach den Erfahrungen bei anderen Referaten für fast unmöglich halten.

zufassen und zu besprechen, halte ich für die Aufgabe meines Berichtes, zumal dasselbe von anderer Seite bisher noch nicht geschehen ist und eine der in Frage kommenden Publikationen (39), wie es scheint, nahezu unbekannt geblieben ist. Wenn ich trotzdem gelegentlich auf die ältere Litteratur des Gegenstandes zurückgreife, so geschieht es, um einige bisher vielleicht noch nicht genügend hervorgehobene Punkte nochmals zu beleuchten.

Ich schicke die drei Anschauungen voraus, die vor 1895 über die Entstehung des Corpus luteum geäussert worden sind. Wie sich jetzt gezeigt hat, war keine derselben zutreffend; auch beruhte keine auf den Resultaten einer wirklichen Untersuchung über die Entwickelung des gelben Körpers.

Die erste derselben — zugleich die älteste — wurde von C. E. von Baer (1) aufgestellt und von vielen bis zum Jahre 1895 und zum Teil leider auch jetzt noch von einigen Autoren angenommen. Die grossen charakteristischen (Epithel-) Zellen des Corpus luteum (Luteïnzellen der Autoren) sollten nach Baer von der inneren Thekaschicht abstammen, also bindegewebiger Natur sein, das Epithel sollte zu Grunde gehen. Zu der Baerschen Ansicht haben sich mehr oder weniger direkt u. a. folgende Autoren bekannt: Zwicky (29), His (14), Spiegelberg (26), Paladino (19), Crety (9), Nagel (18), Benckiser (4), Hölz (15), Schottländer (22) und neuerdings wiederum von Koelliker (35, 36) und Clark (37)[1]).

Die zweite Anschauung besagt, dass die Luteïnzellen der Autoren epithelialen Ursprungs seien, dass überhaupt nur das Epithel bei der Bildung des Corpus luteum in Frage käme. Gestützt wird diese Anschauung im wesentlichen durch Bischoff (7) und Pflüger (21), neuerdings, wie es scheint, von Bellog (43)[2]). Eine vermittelnde Stellung zwischen 1 und 2 nahm ausser einigen anderen, deren Angaben bald in dem einen bald in dem anderen Sinne gedeutet werden, Waldeyer (28) ein.

Die dritte Anschauung schliesslich, dass der Bluterguss in die Follikelhöhle sich zum Corpus luteum umgestalten sollte, wurde von Henle und Paterson (20), sonst von niemand vertreten.

Keine der drei Anschauungen hat sich nun nach den jetzt bereits bei einer ganzen Reihe von Säugetieren angestellten Untersuchungen der

1) Dass E. v. Beneden (3) sich der Baerschen Ansicht angeschlossen hätte, wie mehrfach behauptet wird, kann ich aus seiner Veröffentlichung (3) nicht entnehmen. Im Gegenteil abgesehen von einer Vermutung hält sich van Beneden mit Recht sehr reserviert, da er die Entwickelung des Corpus luteum nicht untersucht habe. Jetzt, wo er dies gethan hat (s. u.), ist er nicht der Baerschen Ansicht.

2) Citiert nach van Beneden-Honoré (42). Mir war die Veröffentlichung leider nicht zugänglich.

Entwickelung des gelben Körpers als richtig herausgestellt. Obwohl die Annahme von Bischoff (3) und Pflüger (21) im wesentlichen nicht unrichtig war, insofern wenigstens als die „Luteïnzellen" thatsächlich aus den Zellen der „Membrana granulosa" hervorgehen, so ist doch die Anschauung über die Einzelheiten des Vorganges, die beide Autoren mehr vermutungsweise aussprachen, keine richtige. Auch Waldeyers (28) Angaben, der beide Teile, Epithel wie Theka am Aufbau des gelben Körpers sich beteiligen lässt, was im Grunde genommen, wie wir unten sehen werden, richtig ist, entsprechen nicht dem wirklichen Vorgang, da auch Waldeyer wie alle Autoren vor 1895 in der Bildung des Corpus luteum einen Wucherungsvorgang speziell der „Luteïnzellen" suchte, was nicht zutreffend ist.

Bei dieser Gelegenheit muss ich bekennen, dass ich nicht weiss und nicht habe erfahren können, woher der Name „Corpus luteum" stammt. Schon Haller gebraucht ihn in den Elementa physiologiae, giebt sogar an, dass die Frage nach der Herkunft des Gebildes bereits früher erörtert worden sei. Regnerus de Graaf (11) dagegen gebraucht den Namen noch nicht, obwohl er, aus seiner Beschreibung zu schliessen, Umbildungsstufen des frisch geplatzten „Graafschen Follikels" gesehen hat.

Bevor ich mich zu der neueren hier ganz eigentlich zu besprechenden Litteratur wende, möchte ich kurz ein Bild des sprungreifen Säugetierfollikels (sc. Graafii) entwerfen, soweit es die einwandfreie Litteratur geschildert hat, und damit das Aussehen des ausgebildeten Corpus luteum vergleichen. Beide zeigen bei den verschiedenen Säugetierordnungen, soweit gute Beobachtungen vorliegen, keine nennenswerten Verschiedenheiten.

Wir unterscheiden an jedem normalgereiften Graafschen Follikel, abgesehen von der Follikelflüssigkeit, folgende Hauptteile: erstlich die Eizelle mit der Zona pellucida[1]); zweitens dem Follikelepithel, das wiederum in eine grössere wandständige Abteilung zerfällt und in eine kleinere radiär um das Ei gelagerte Masse, den Discus proligerus oder Cumulus ovigerus, beide können unmittelbar in einander übergehen oder auch nur durch einzelne Zellstränge (Retinacula) verbunden sein; drittens den bindegewebigen Anteil des Follikels, die Theca folliculi. Letztere zerfällt in einen innern Abschnitt, die Theca interna, welche aus relativ grossen plasmareichen Zellen besteht, die bei verschiedenen Säugetieren verschieden ausgebildet sind, meist aber gegen Ende der Follikelreifung

---

[1]) Ich glaube in Übereinstimmung mit v. Koelliker (35), dass die Zona oder besser gesagt Membrana pellucida ein Produkt der Eizelle selbst ist. Häufig wird mit ihr die radiär gestreifte aus den Enden der nächstgelegenen Discuszellen gebildete Lage verwechselt.



Nährstoffe, wie Fett und Luteïn enthalten, und aus einer äusseren Lage, die von zumeist spindelförmigen Bindegewebszellen gebildet wird. Zwischen Epithel und innerer Thekalage findet man gewöhnlich eine deutlichere Grenzschicht, die auch als Glasmembran beschrieben wird, und über deren Natur die Ansichten auseinandergehen.

Das fertige Corpus luteum dagegen zeigt sowohl äusserlich, wie in der feineren Beichaffenheit und Zusammensetzung seiner Elemente die grössten Verschiedenheiten gegenüber dem Baue des sprungreifen und auch des frisch geplatzten Follikels, denn letzterer ist von dem sprungreifen nur durch die Abwesenheit der Eizelle mit dem Discus proligerus verschieden. Der reife Graafsche Follikel stellt, abgesehen vom Ei, eine bei den meisten Säugetieren sehr dünnwandige, flüssigkeiterfüllte, der geplatzte Follikel eine ebenso beschaffene, meist aber stark kollabierte Blase dar; das Corpus luteum dagegen ist ein entweder ganz oder fast ganz kompakter, mindestens aber sehr dickwandiger Körper, der nicht wie der Graafsche Follikel einen inneren epithelialen und äusseren bindegewebigen Anteil erkennen lässt, sondern dessen Wand, abgesehen von einer relativ dünnen, rein bindegewebigen Hülle, zweierlei Arten von Zellen innig gemengt zeigt: erstlich grosse, plasmareiche, in älteren gelben Körpern fett- und luteïnhaltige Zellen, zweitens spindel- bis sternförmige Bindegewebszellen. Letztere sind derart zwischen den grossen, plasmareichen, für das Corpus luteum charakteristischen Zellen verteilt, dass sie entweder einzelne derselben oder kleine Gruppen umschliessen.

Ein weiterer charakteristischer Unterschied zwischen reifem Follikel und Corpus luteum ist das Verhalten der Gefässe. In ersterem enthalten natürlich nur die äusseren bindegewebigen Lagen solche, im Corpus luteum dagegen ist die ganze Wandschicht vaskularisiert, ja selbst in der meist mit lockerem Bindegewebe ausgefüllten Höhlung findet man Gefässe.

Die Höhlung des Corpus luteum kann sehr verschieden gross, verschieden gelagert und verschieden beschaffen sein, auch bei derselben Säugetierspecies. Oft enthalten die ausgebildeten gelben Körper nur eine kleine, mit wenig sternförmigen Bindegewebszellen erfüllte Höhlung, oft ist letztere relativ gross. Was die Lagerung derselben betrifft, so ist dieselbe meist central gelegen, mitunter jedoch stark excentrisch, insbesondere wenn die ehemalige Rissöffnung des Follikels auch nach Ausbildung des Corpus luteum bestehen bleibt, wie das schon C. E. von Baer (1) als beim Schwein vorkommend beschrieben hat. Diese Höhlung kann auch bei manchen Säugetieren Reste eines Blutergusses enthalten, der während oder

bald nach dem Follikelsprung auftritt. Bei den meisten Säugetieren sind jedoch, wenigstens erheblichere, Blutungen selten[1]).

Der Vollständigkeit halber sei hier erwähnt, dass selbst in neuerer Zeit und auch in den Publikationen, die für diesen Bericht speziell in Betracht kommen, behauptet wird, dass das Follikelepithel in Auflösung begriffen oder bereits verschwunden sei. Das giebt Nagel (32) für den Menschen und Clark (37) für das Schwein an. Nach ersterem soll sogar durch die Fettmetamorphose der Epithelzellen das Ei aus dem Cumulus gelöst werden (!!). Derartige Behauptungen, soweit sie sich überhaupt auf Beobachtungen stützen, zeigen nur, dass die betreffenden Autoren eben gerade keine normalen, sondern pathologische (atretische) Follikel vor sich hatten, für welche das von beiden genannten Autoren beschriebene Verhalten in der That zutrifft.

Sprungreifer bezw. frisch geplatzter Follikel und fertiges Corpus luteum sind von einander also grundverschieden. Es bedarf eines weitgreifenden, komplizierten Umbildungsprozesses, der die Wand des geplatzten Follikels zur Struktur des Corpus luteum umwandelt. Mit dem Follikelsprung wird noch kein Corpus luteum gebildet, wie dies Nagel ([32], s. u. pag. 938) zu glauben scheint. Und wenn C. E. v. Baer (1) angiebt, dass unmittelbar nach dem Platzen des Follikels das fertige Corpus luteum beim Hunde da sei („corpus luteum statim post ovuli ejectionem adest"), so beruht das nur darauf, dass v. Baers jüngste Stadien des Corpus luteum den bereits kleinzellig gefurchten Eiern, die er beschreibt und abbildet, entsprachen. Gegen Ende der Furchung ist aber bei allen bisher untersuchten Säugetieren der Prozess der Umbildung des geplatzten Follikels zum Corpus luteum bereits vollendet. Die meisten der früheren (vor 1895) Untersucher haben sich über die Frage, was eigentlich für Veränderungen am geplatzten Follikel vor sich gehen, sehr leicht hinweggesetzt. Der Umstand, dass bei manchen Säugetieren die plasmareichen Zellen der inneren Thecaschicht eine gewisse Ähnlichkeit mit den Epithelzellen des Corpus luteum (Luteïnzellen der Autoren) haben, dass dieselben, wie letztere, Fett und Luteïn enthalten, hat den meisten Untersuchern genügt, die Identität beider Zellformen und die Abstammung der einen aus der anderen durch „Wucherung"[2]) zu „konstatieren". Haben doch verschiedene Autoren, so unter

[1]) Siehe darüber bei Refer. (31).

[2]) Wohl nirgends ist mit der unvorsichtigen Verwendung des Wortes Wucherung soviel gesündigt worden wie beim Corpus luteum. Der einzige Autor, der Mitosen der „Luteïnzellen" beschreibt und abbildet, ist Paladino (19). Die bindegewebigen Elemente, aus denen sich nach Paladino das Corpus luteum bildet, formen sich teils durch Wanderung, teils durch indirekte Kernteilung um. Da trotz der vielen Worte, die Paladino über das Corpus luteum und seine Bildung macht, derselbe wirkliche Entwickelungsstadien

anderen Schottländer (22) erklärt, die Ähnlichkeit beider Zellformen sei so gross, dass die Abstammung der Luteïnzellen aus den Zellen der inneren Thekaschicht gar nicht bezweifelt werden könne. Andere haben geglaubt, namentlich am menschlichen Eierstock, aus dem Umstande, dass die ehemalige Rissöffnung noch erhalten war, schliessen zu dürfen, dass sie ein Entwickelungsstadium eines Corpus luteum vor sich hatten, während es sich in Wirklichkeit um einen längst ausgebildeten gelben Körper handelte. Schon v. Baer hatte gefunden, dass beim Schwein die Rissöffnung des Follikels am Corpus luteum während dessen ganzer Dauer sich erhalten könne und die neueren Erfahrungen zeigen, dass die Rissöffnung sich bald sofort, bald später, bald nie schliesst, dass das eine oder das andere Verhalten bei diesem oder jenem Säugetier das häufigere ist.

Dass die Ähnlichkeit mancher Zellformen nicht genügt, um ihre Verwandtschaft oder gar Identität nachzuweisen, dürfte bekannt genug sein und braucht hier nicht erst wiederholt zu werden. Dafür liefert ja die Entwickelungsgeschichte und Histiogenese speziell zahlreiche Belege. Wer sich also damit begnügt, seine Ansicht durch derartig unsichere und zweifelhafte Merkmale zu begründen, der darf nicht beanspruchen, dass seine Methode als vollwertig anerkannt wird.

Wer sich über die Entstehung eines fertigen Gegenstandes unterrichten will, muss schlechterdings die Entwickelung desselben in den Kreis seiner Untersuchungen ziehen. Wie man an anderen Objekten auf abweichendem Wege nicht zum Ziele kommt, so auch beim Corpus luteum.

Der einzig richtige Weg bei der Erforschung der Bildungsweise des Corpus luteum wurde zuerst vom Referenten (31, 32) beschritten. Es stand ein so genügend reiches Material zur Verfügung — es konnten über 1000 geplatzter Follikel, beziehungsweise in Bildung begriffene Corpora lutea der Maus untersucht werden, — dass die Vollständigkeit und Richtigkeit der Beobachtungen nicht zu bezweifeln war. Für jeden geplatzten Follikel, für jedes junge Corpus luteum konnte das zugehörige Ei nachgewiesen werden und aus dessen Entwickelungsstufe das Alter des betreffenden Corpus luteum erkannt werden. So wurde in systematischer Weise für eine Säugetierspecies (Mus musculus) zum ersten Male der strikte Nachweis der Abstammung der Elemente des Corpus luteum geführt.

Die Resultate, zu denen ich damals gelangte, sind in kurzem folgende: Das Epithel des geplatzten Follikels geht nicht zu Grunde, sondern zeigt sowohl zur Zeit des Follikelsprunges als auch noch einige Stunden danach Vermehrungserscheinungen (indirekte Kernteilungen). Dieselben hören je-

desselben nicht gesehen hat, lassen sich auch die Paar Mitosen, von denen man aus Paladinos Publikation gar nicht ersieht, wohin sie gehören, nicht verwerten.

doch sehr bald auf und von nun an findet lediglich eine Hypertrophie der ehemaligen Follikelepithelien statt ohne Vermehrung ihrer Zahl. Auf diese Weise entstehen allmählich, aber doch ziemlich schnell (innerhalb ca. 50 Stunden), aus den kleinen plasmaarmen Epithelzellen der sog. Membrana granulosa grosse plasmareiche Zellen, deren Kern sich ebenfalls, wenn auch weniger stark als das Protoplasma, vergrössert. Diese Zellen nehmen, nachdem sie ihre volle Grösse erreicht haben, verschiedenartige Einschlüsse auf, wie insbesondere Fett und Luteïn und stellen alsdann die grossen für das Corpus luteum charakteristischen Zellen dar, welche von den meisten Autoren Luteïnzellen genannt und für Abkömmlinge der inneren Thekaschicht gehalten werden. Die für das Corpus luteum der Maus charakteristischen Elemente entstehen also aus dem Follikelepithel durch einfache Hypertrophie.

Ermöglicht wird die letztere durch Ausbildung eines ernährenden bindegewebigen gefässführenden Stützwerkes innerhalb der ehemaligen Follikelepithelschicht. Dieses entsteht nun aus der inneren grosszelligen Thekalage, während die äussere Schicht derselben keine Veränderungen durchmacht, sondern im wesentlichen nur gedehnt wird. Sie ist der einzige Abschnitt des geplatzten Follikels, der bei der Umbildung zum Corpus luteum sich passiv verhält.

Die Umbildung der grossen plasmareichen Zellen der inneren Thekaschicht zum bindegewebigen Gerüst des Corpus luteum erfolgt derart, dass die Zellen zunächst (nicht sehr häufige) mitotische Teilungen [1]) zeigen, wodurch kleinere, weniger plasmareiche und von Einschlüssen (Fett, Luteïn) meist freie Zellen gebildet werden. Letztere nun bilden sich entweder direkt oder unter nochmaliger Zellteilung in spindelförmige Elemente um, die in Gestalt feiner, zunächst von einer einzigen Zelle gebildeter Züge sich von der Innenfläche der innern Thekaschicht ins Epithel hineinerstrecken. Die Zahl dieser Bindegewebszellen, die in radiärer Richtung die Epithelwand durchsetzen, vermehrt sich durch weitere Umbildung plasmareicher Thekazellen, und zugleich findet durch Teilung der ins Epithel eingedrungenen Zellen eine Verstärkung der anfangs sehr feinen Bindegewebszüge statt. 10—12 Stunden nach dem Platzen des Graafschen Follikels der Maus sind im Epithel des geplatzten Follikels die ersten Bindegewebszüge stets schon zu erkennen. Während die ersten Bindegewebszüge deutlich radiär sind, findet durch fortgesetzte mitotische Teilung ihrer Zellen eine weitere Verteilung der spindelförmigen Zellen statt, sodass zunächst schräge dann

[1]) Ob sich jede Zelle der inneren Thekaschicht einmal mitotisch teilt, lässt sich natürlich nicht entscheiden. Es ist auch möglich, dass sich eine Anzahl direkt in Spindelzellen umbilden.



quere Züge sich finden und die radiäre Stellung allmählich verloren geht. 48—50 Stunden nach dem Follikelsprung ist eine derartige Verteilung des Bindegewebes zwischen den bereits hypertrophischen Epithelien sehr deutlich. Schliesslich werden teils einzelne der nunmehr stark hypertrophischen Epithelzellen, teils kleine Gruppen derselben von Bindegewebszellen umschlossen, wie das vom ausgebildeten Corpus luteum bekannt ist. Bei der Maus ist dieses Stadium, also das des fertig gebildeten gelben Körpers, bereits gegen Ende des dritten Tages nach dem Follikelsprung erreicht. Die grossen plasmareichen Zellen der inneren Thecaschicht wandeln sich bei der Maus sämtlich in gewöhnliche spindelförmige Bindegewebszellen um, sodass man 24—30 Stunden nach dem Follikelsprung nichts mehr von der ursprünglichen Theca interna wahrnimmt, sondern das hypertrophierende Epithel direkt an die äussere Thekaschicht grenzt.

Den ins Epithel vordringenden Bindegewebszellen und -Zügen folgen sehr bald Gefässsprossen, die von den Blutgefässen der ursprünglichen Theca folliculi ausgehen. 50 Stunden nach dem Follikelsprung findet man bei der Maus, wenn man Injektionen macht, bereits durchgängige Gefässe im jungen Corpus luteum. In ähnlicher Weise, wie sich das Bindegewebe zwischen dem Epithel verteilt, breiten sich auch die Kapillaren aus. Die Bildung von bindegewebigem Stützwerk und Kapillaren dient natürlich zur Ernährung der hypertrophierenden Epithelzellen und ermöglicht im wesentlichen die Hypertrophie durch Nahrungszufuhr. So verhalten sich die Elemente des geplatzten Graafschen Follikels der Maus bei der Umbildung zum Corpus luteum.

Nun zeigen sich bei der Ausbildung des gelben Körpers der Maus eigentümliche Formveränderungen des geplatzten Follikels. Durch den Follikelsprung wird bei der Maus nicht bloss das Ei mit dem Discus proligerus sondern auch die gesamte Follikelflüssigkeit vollständig entleert. Der frisch geplatzte Follikel stellt in den weitaus meisten Fällen ein stark komprimiertes, schwer als solches erkennbares Gebilde dar, an dem man die ehemalige Follikelhöhle als ganz freien Spalt nur mühsam erkennt.

Bald nachdem der Druck, der die Follikel gesprengt hat, nachgelassen hat, verklebt die ehemalige Rissöffnung des geplatzten Follikels durch Verschiebungen der locker miteinander verbundenen Epithelzellen völlig, und es findet eine erneute Flüssigkeitsausscheidung seitens der Epithelzellen statt. Auf diese Weise entstehen wiederum mit Flüssigkeit erfüllte Bläschen, die unter Umständen zunächst sehr dünnwandig sind. Die Menge der Flüssigkeit, die ausgeschieden wird, wechselt jedoch innerhalb ziemlich weiter Grenzen. Den Grund für die Neuausscheidung von Flüssigkeit wird man darin suchen müssen, dass die letztere den Platz für die hyper-

trophierenden Epithelien im Voraus bereits reserviert, eine Erscheinung, die nicht ohne Analogie bei verschiedenen Entwickelungsprozessen ist, dass Flüssigkeit oder weiches, später zu Grunde gehendes Gewebe als Platzhalter dient.

Die eigentliche Gewebsmasse des Corpus luteum nimmt während der Hypertrophie der Epithelzellen und des Einwachsens von Bindegewebe und Gefässen allmählich an Dicke zu und füllt den mit Flüssigkeit erfüllten Hohlraum des jungen Corpus luteum schliesslich mehr oder weniger vollständig aus (das hängt wahrscheinlich von der grösseren oder geringeren Menge ausgeschiedener Flüssigkeit ab). Gewöhnlich bleibt im Centrum ein kleiner Raum, in den Bindegewebszellen von der Wandschicht aus vordringen und einen weichen aus anastomosierenden sternförmigen Zellen gebildeten Kern bilden.

Kompliziert wird dieser Prozess der Bildung des Corpus luteum bei der Maus durch die gelegentlich auftretenden grösseren Blutungen beim Follikelsprung (ungefähr in 1/5 der Fälle). Eine geringe Menge Blut findet man fast immer im centralen Hohlraum des jungen gelben Körpers. Wenn der Druck nach dem Follikelsprung nachlässt und sich das junge Corpus luteum mit Flüssigkeit füllt, sickert fast stets etwas Blut aus den vorher komprimierten angerissenen Kapillaren. Mitunter aber finden erheblichere Blutungen statt, sodass man in extremen Fällen nicht bloss den ganzen Binnenraum des wachsenden Corpus luteum mit Blut erfüllt findet, sondern gelegentlich auch eine durch sehr grosses Extravasat bedingte starke Dehnung der Wandschicht. Das Blut macht dieselben Veränderungen durch wie auch sonst bei Ergüssen. Die Blutkörperchen werden ausgelaugt, der Farbstoff verteilt sich diffus und man kann an der Hämoglobinfärbung des centralen Bindegewebskernes an bereits ausgebildeten gelben Körpern der Maus noch erkennen, ob eine Blutung stattgefunden hatte oder nicht. Im übrigen wird der typische Prozess der Umbildung des geplatzten Graafschen Follikels zum Corpus luteum selbst durch eine starke Blutung nicht modifiziert.

Welche Rolle die zahlreich das Epithel des geplatzten Follikels durchsetzenden Leukocyten spielen, und ob sie sich an der Bildung des centralen Bindegewebskerns beteiligen, wie es den Anschein hat, muss dahingestellt bleiben.

Die Rolle der grossen plasmareichen Thekazellen stellt sich also bei einer systematisch durchgeführten Untersuchung der Entwickelung des Corpus luteum ganz anders dar, als dies C. E. v. Baer und die früheren Autoren vermuteten. Übrigens haben bei der Maus diese Zellen auch gar keine Ähnlichkeit mit den Epithelzellen des Corpus luteum, was bei vielen

andern Säugetieren der Fall ist. Die grossen plasmareichen Thekazellen stellen nichts anderes dar als ein Reservematerial für die Bindegewebsbildung und vielleicht auch für die Ernährung der hypertrophierenden Epithelien.

Damit war zum ersten male für eine Säugetierspecies der strikte Nachweis der Entstehung des Corpus luteum geführt. Wenn Ref. damals angesichts der Thatsache, dass noch niemals vorher derartige Untersuchungen angestellt worden waren, dass die wenigen Untersucher der ersten Entwickelung des Säugetiereies, die vielleicht imstande gewesen waren, derartige Untersuchungen zu machen, diese Gelegenheit unbenutzt gelassen hatten, die Vermutung aussprach, dass der Prozess bei allen Säugetieren in der gleichen Weise verliefe, so war eine solche Behauptung nach allem, was wir über die Gleichartigkeit des Verlaufes homologer Entwickelungsprozesse wissen, durchaus berechtigt. Die folgenden bei anderen Säugetieren angestellten Untersuchungen haben mir darin auch bereits Recht gegeben.

Ich bespreche nun die folgenden für unseren Bericht in Betracht kommenden Arbeiten in zeitlicher Reihenfolge. Die Angaben der inzwischen erschienenen Lehrbücher kann ich bei Seite lassen, da dieselben sich doch nur auf die vorhandene Litteratur stützen. Dagegen glaube ich die Angaben im Handbuch der Anatomie, herausgegeben von K. v. Bardeleben. Abteilung weibliche Geschlechtsorgane, bearbeitet von W. Nagel (32) hier berücksichtigen zu müssen, da der Verf. der Ansicht ist, Beiträge zur Entwickelung des menschlichen Corpus luteum zu liefern. Auch ist der das Corpus luteum wie den Eierstock behandelnde Teil dieser Veröffentlichung einer kritischen Revision dringend bedürftig, denn er enthält leider manche Ungenauigkeiten und Unrichtigkeiten.

Zunächst behauptet Nagel, dass, „wenn der Follikel eine gewisse Grösse erlangt hat, eine mächtige Wucherung[1]) der innern Schicht (Tunica interna) der Theca folliculi“ eintritt; „ihre Zellen vermehren sich ungeheuer[1]); jede Zelle nimmt insbesondere durch Wachstum ihres Protoplasmas an Grösse zu“, etc. Dann folgt: „die so vorbereitete Tunica interna bekommt ein wellenförmiges Aussehen, indem die Zellen derselben, welche jetzt Luteïnzellen genannt werden“ und eine „mächtige vielreichige Schicht bilden, papillenartig geordnet sind“, etc. „Mit der Wucherung der Luteïnzellen geht, wie Spiegelberg zuerst nachgewiesen, eine Fettmetamorphose des Follikelepithels Hand in Hand“ etc. „Das Follikelepithel geht — beim Menschen — vollkommen zu Grunde und beteiligt sich in keiner Weise an den späteren Vorgängen im entleerten Follikel.“

Ich bringe diese Stellen aus dem Nagelschen Abschnitt des Bardelebenschen Handbuches wörtlich, weil sie zu charakteristisch sind für die

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

„Untersuchungs"weise vieler Autoren, die sich mit dem Corpus luteum befasst haben. Ich bemerke dazu nur weniges: Erstlich was soll sich der Leser von Nagels Arbeit unter der gewissen Reife denken, die der Graafsche Follikel erlangt haben muss. Zweitens wird sich der Leser fragen, woraus schliesst Nagel auf eine mächtige Wucherung und kolossale Vermehrung der Zellen der inneren Thekaschicht? Für eine solche Behauptung verlangt man doch Beweise, insbesondere, dass bei mächtiger Wucherung viele, bei kolossaler Vermehrung zahllose Mitosen sich finden. Wenn ausserdem noch jede Zelle durch Wachstum des Protoplasmas an Grösse zunimmt — abgesehen von kolossaler Vermehrung (beides dürfte sich gleichzeitig schwer miteinander vertragen) —, was müsste da aus der inneren Thekaschicht werden! Die Beweise für die Wucherung fehlen aber bei Nagel und dürften wohl auch schwerlich erbracht werden können. Wenn eine Zellschicht durch Hypertrophie ihrer Elemente sich vergrössert, so giebt es Autoren, die dann mit der Wucherung oder gar noch mit stärkeren Kraftausdrücken wie Nagel schnell bei der Hand sind.

Drittens wenn Nagel sagt, die hypertrophierten und nach ihm auch gewucherten Zellen der Theca interna werden nun Luteïnzellen genannt, so ist das wohl ein umschriebener Pluralis majestaticus. Mit demselben Rechte könnte ein anderer Autor dieselben auch Fettzellen nennen, denn sie scheinen bei allen Tieren um dieselbe Zeit auch Fett zu enthalten. Die zufälligen Zelleinschlüsse sind dafür doch nicht massgebend, sonst müsste man Leberzellen, wenn sie mit Fett infiltriert sind, auch Fettzellen nennen können. Wenn man den meiner Ansicht nach verwerflichen Namen „Luteïnzellen" für die grossen charakteristischen Zellen des Corpus luteum gebraucht, dann darf man denselben Namen nicht für jede beliebige Eierstockszelle gebrauchen, die zufällig dieselben Zelleinschlüsse enthält wie die Zellen des ausgebildeten (nicht des wachsenden!) Corpus luteum zumeist führen. Die „Beweisführung" Nagels und vieler früherer Autoren beruht mangels von Material zur Entscheidung der Frage der Entstehung des Corpus luteum auf der willkürliche Bezeichnung „Luteïnzellen" für die grossen plasmareichen Zellen der inneren Thekaschicht. Weil sie diese Luteïnzellen nennen, auch weil diese Zellen bei vielen Tieren eine gewisse Ähnlichkeit mit den „Luteïnzellen" des Corpus luteum haben, deswegen sind beide Zellformen identisch und die eine stammt von der anderen.

Schliesslich behauptet Nagel — vorsichtigerweise nur für den Menschen —, dass das Follikelepithel völlig zu Grunde gehen soll und nach der Eröffnung des Follikels keine Rolle mehr spielt. Abgesehen von dem Umstand, dass bei allen Säugetieren, bei denen sprungreife und frisch geplatzte Follikel bisher untersucht wurden, das Epithel stets intakt

gefunden wurde, lässt sich schon a priori gegen das angebliche Zugrundegehen des Follikelepithels an normalen Follikeln verschiedenes einwenden. Entweder das Follikelepithel hält sich bis zum Follikelsprung intakt: wie soll nun die ganze Epithelmasse plötzlich verschwinden? Oder das Epithel geht schon lange vor dem Follikelsprung teilweise oder ganz zu Grunde: warum ist dann überhaupt das Epithel da, wenn es keine Funktion hat?

Nun ist aber Nagels Behauptung völlig unbewiesen, denn es kann weder Nagel noch einer der anderen Autoren, die das gleiche behaupten, auch nur die Spur eines Beweises oder einer Wahrscheinlichkeit beibringen, dass sie je sprungreife oder gar frisch geplatzte Follikel vom Menschen gesehen haben. Fast mit Sicherheit lässt sich aber behaupten, dass das nicht der Fall war, sondern gerade der Umstand, dass das Follikelepithel zu Grunde gegangen oder in Degeneration begriffen war, lässt keine andere Annahme zu als dass die betreffenden Autoren atretische Follikel vor sich hatten, für die auch bei anderen Säugetieren das beschriebene Verhalten des Epithels zutrifft. Wie sollte man auch anders als durch ganz eklatant günstigen Zufall in die Lage kommen, beim Menschen sprungreife oder frischgeplatzte Follikel zu Gesicht zu bekommen, wenn man bedenkt, wie ungeheuer selten, ja fast nie, man in die Lage kommt, solche Stadien an den viel follikelreicheren Säugetiereierstöcken aufs geradewohl zu finden, in denen bedeutend mehr Follikel auf einmal platzen. Wenn man bei solchen die Stadien nicht durch systematische Beobachtung und Tötung der Tiere nach erfolgreicher Begattung etc. sucht, so bekommt man sie auch kaum je, höchstens durch grossen Zufall zu Gesicht.

Behauptungen wie die oben angeführten von Nagel schweben also völlig in der Luft. Solange man vom Menschen die betreffenden Stadien nicht beobachten kann, muss man seine Zuflucht schon zu den übrigen Säugetieren nehmen. Was man bei allen konstant findet, das kann man schon getrost auf die Verhältnisse beim Menschen übertragen. So hoch steht der Mensch nicht über seinen nächsten Verwandten, dass bei ihm mit einem Mal alles anders sich gestaltet.

Wie nun das Corpus luteum aus dem Follikel entsteht, das stellt sich Nagel höchst einfach vor: er schreibt: „Soweit wir wissen“ — gerade hier aber ist unser Wissen sehr schwach! — „wird der nach aussen entleerte Inhalt“ — sc. des Follikels — „durch einen Bluterguss ersetzt und statt des Graafschen Follikels hat man jetzt ein Corpus luteum“! Eines Kommentares bedürfen diese Ausführungen wohl nicht. Ich bitte jedoch den Leser dieser Zeilen, Bau des Follikels und Corpus luteum mit einander zu vergleichen. Ein Bluterguss — und der Follikel wir zum Corpus luteum!

In dem obigen Citat behauptet Nagel, dass schon der ungeplatzte

Follikel „Luteïnzellen" habe. Auf derselben Seite aber wird angegeben, dass die Abstammung der Luteïnzellen noch nicht nach allen Richtungen hin erforscht sei. Ganz am Schluss des Abschnittes über das Corpus luteum bringt Nagel dann noch, dass nach Ansicht des Ref. bei der Maus das Epithel des Follikels im wesentlichen das Corpus luteum liefere. Soweit wird von Nagel die einzige Arbeit, welche wirklich über die Entstehung des Corpus luteum damals Aufschluss gegeben hatte, berücksichtigt, während seine eigenen und fremde ebenso unkontrollierbare Angaben in den Mittelpunkt der Betrachtung gerückt sind.

Nagel (52) illustriert seine Beschreibung der Entstehung des menschlichen Corpus luteum – ausdrücklich werden eigene Beobachtungen angegeben — auch durch zwei Abbildungen. Die eine derselben stellt ein auch dem Referenten wohlbekanntes Präparat aus dem Besitze des (ersten) anatomischen Instituts in Berlin dar. Nagel bezeichnet es als einen Schnitt durch ein frisches Corpus luteum mit noch erhaltener Öffnung. Frisch ist ein relativer Begriff. Wenn Nagel unter frisch unausgebildet, beziehungsweise in Ausbildung begriffene meint, so kann ich dem nach meiner Kenntnis des Präparates absolut nicht zustimmen. Obwohl das betreffende Präparat mangels von Färbung schwer zu untersuchen ist, so lässt sich doch mit Sicherheit an ihm erkennen, dass es ein längst ausgebildetes Corpus luteum ist. Dass die ursprüngliche Rissöffnung noch erhalten ist, ist gar kein Anhaltspunkt für das eventuelle Alter des Gebildes (s. oben).

Nicht anders steht es mit der zweiten Abbildung Nagels, die übrigens derartig ausgeführt ist, dass schon eine Quantität Phantasie dazu gehört, sie zu verstehen [1]). Übrigens findet sich bereits bei Paladino (19) Taf. VII Fig. 66 fast genau dasselbe Stadium, nur ausserordentlich viel besser abgebildet. Die Figur beweist allerdings, dass es gerade das nicht ist, was Paladino angiebt, nämlich ein noch in Entwickelung begriffenes Corpus luteum Es zeigt ebenso wie die (richtig aufgefasste) Abbildung Nagels bereits alle Charaktere des ausgebildeten gelben Körpers und keine Spur mehr

[1]) So zeigt die Abbildung Nagels z. B. innerhalb der erkennbaren Theca externa unregelmässige dunkle Flecken (wahrscheinlich Kerne) innerhalb scharf begrenzter weisser Räume. Zwischen letzteren sowohl wie innerhalb der Höhlung liegt eine gleichartig dargestellte punktierte Masse, die das eine Mal als Bluterguss, das andere Mal als „Luteïnzellen von bindegewebiger Grundsubstanz umgeben", bezeichnet ist. Als weiteres Prädikat erhält die Masse „in papillärer Vorwucherung begriffen". Was soll sich der unbefangene Leser unter solchen Figuren und Figurenerklärungen denken? Warum sieht man nichts von der behaupteten Wucherung, die gerade statt hat? Was versteht Nagel unter „bindegewebiger Grundsubstanz", in der die Luteïnzellen liegen; eine gallertige Masse etwa? Der Abbildung nach sieht diese Masse ebenso aus wie der Bluterguss. In Wirklichkeit meint Nagel wahrscheinlich ein bindegewebiges Gerüst aus Stern- und Spindelzellen. Zu sehen ist davon aber nichts.



von dem Bau des geplatzten Follikels. Die grossen Zellen der Wandschicht können nach dem, was wir von einer Reihe von Säugetieren wissen, nur die hypertrophierten Epithelzellen sein. Soweit über die Abhandlung Nagels. Aus derselben geht nur eines hervor, dass der Autor kein in Entwickelung begriffenes Corpus luteum des Menschen gesehen hat; ein Beitrag zu dieser Frage ist bei Nagel also nicht zu finden.

Dagegen konnte Ref. 1897 (33) einen solchen liefern und zwar für das Kaninchen. Obwohl ich nach meinen Untersuchungen bei der Maus niemals auch nur den geringsten Zweifel gehegt hatte, dass bei einem anderen Säugetier die Bildung des Corpus luteum in einer anderen Weise verlaufen könnte, so benutzte ich dennoch die Gelegenheit, dieselbe Frage beim Kaninchen zu untersuchen. Ich benutzte das Kaninchen aus zwei Gründen: erstlich, weil es nicht schwer ist, nach der von mir auch bei der Maus eingeschlagenen Methode sich Material für die frühesten Stadien der Bildung des Corpus luteum vom geplatzten Follikel an zu verschaffen, zweitens, weil gerade beim Kaninchen eine grosse Ähnlichkeit der Zellen der inneren Thekaschicht und anderen bindegewebigen Stromazellen des Eierstockes mit den Epithelzellen des ausgebildeten Corpus luteum besteht, sodass es thatsächlich besonders nach gewissen Konservierungen schwer hält, beide von einander zu unterscheiden. Beim Kaninchen sind also diejenigen Verhältnisse gegeben, welche alle meine Voruntersucher für die Frage der Abstammung der Elemente des Corpus luteum als massgebend betrachtet hatten. Die Untersuchung der wirklichen Entstehung des Corpus luteum lehrt aber sofort, wie absolut unrichtig derartige Vermutungen — anders darf man diese Angaben ja nicht bezeichnen — sind. Obwohl ich nicht entfernt so viel Entwickelungsstadien beim Kaninchen zu beobachten Gelegenheit gehabt habe wie von der Maus, so waren es doch vollauf genug, um die Identität des Prozesses bei beiden Säugetierspecies bestimmt festzustellen. In der That besteht zwischen der Corpus luteumbildung der Maus und der des Kaninchens kein einziger prinzipieller[1]) Unterschied. Die grossen Luteïnzellen der Autoren, die beim Kaninchen noch viel stärkere Grösse erlangen als bei der Maus, sind die hypertrophierten [1]) Follikelepithelien, während die grosszellige innere Thekaschicht gerade in derselben Art wie bei der Maus sich zu spindelförmigen Bindegewebszellen umwandelt, welche das Stütz- und Gerüstwerk der

[1]) Die Beobachtung des Referenten, dass bei einem Stadium des Corpus luteum des Kaninchens (52 Std. post coitum) zur Zeit der regsten Vermehrung des Bindegewebes sich gelegentlich auch Mitosen in den Epithelzellen finden, dürfte eine Abnormität sein, da auch van Beneden und Honoré (s. u.) nur einen rein hypertrophischen Vorgang am Epithel fanden.



hypertrophischen Epithelzellen bilden. Das wachsende Corpus luteum, wie es sich aus dem geplatzten Graafschen Follikel bildet, zeigt schon in jedem einzelnen Stadium an jedem einzelnen Präparat die Unmöglichkeit, dass die „Luteïnzellen" und inneren Thekazellen irgendwelche verwandtschaftliche Beziehungen haben.

So sehr auch im Grunde genommen die Entstehung des Corpus luteum bei Maus und Kaninchen in gleicher Weise verläuft, so finden sich doch im einzelnen manche interessante Unterschiede von nicht prinzipieller Bedeutung, die zum grossen Teil wohl durch die stärkere Grösse der Follikel beim Kaninchen bedingt werden.

Es seien die Hauptpunkte dieser Differenzen hier kurz erwähnt: Während bei der Maus sich die Rissöffnung des Follikels zumeist sehr schnell schliesst, noch bevor die eigentliche Umbildung in der Wandschicht des geplatzten Follikels erfolgt, bleibt dieselbe beim Kaninchen offen und zwar während der ganzen Zeit der Umbildung der Follikelwandung. Während bei der Maus die Follikelflüssigkeit meist völlig entleert wird, bleibt beim Kaninchen eine gewisse Menge anscheinend zäh-gallertigen „Liquors" zurück. Das hat schon Regnerus de Graaf (11) gesehen.

Der frisch geplatzte Follikel des Kaninchens hat daher nicht die stark komprimierte Gestalt wie der Follikel der Maus, sondern die Form eines (offenen) Kelches. Diese Gestalt behält der geplatzte Follikel noch während seiner Umbildung zum Corpus luteum bei, während der wieder geschlossene Follikel der Maus bekanntlich von neuem Flüssigkeit ausscheidet, sodass die Veränderungen zum Corpus luteum an einer hohlen Blase erfolgen. Während also bei der Maus als Platzhalter für die hypertrophierenden Epithelien die Flüssigkeitsausscheidung dient, erfüllt beim Kaninchen wenigstens teilweise die zurückgebliebene Liquormasse diesen Zweck.

Grössere Blutungen beim oder nach dem Follikelsprung sind beim Kaninchen noch viel seltener als bei der Maus, so selten, dass sie bekanntlich Pflüger (21) gänzlich leugnete; dagegen sind kleinere Blutungen fast die Regel (s. u. pag. 944). Die Umbildungsvorgänge an der Wand des geplatzten Follikels beginnen beim Kaninchen etwas später als bei der Maus, erfolgen dann aber um so rapider, sodass wir 70 Stunden post coitum bereits so gut wie fertige gelbe Körper haben.

Es folgt nun eine Publikation von W. Heape (34). Leider enthält die Arbeit, die sich mit der Menstruation etc. der Affen beschäftigt, sehr wenig, was für die Frage der Entstehung des Corpus luteum verwertbar wäre, zumal keine genaue Altersbestimmung der beobachteten Corpora lutea gemacht werden konnte. Mir scheint mindestens die grosse Mehrzahl, wenn nicht alle, der von Heape beobachteten Gebilde schon ausgebildete

Corpora lutea gewesen zu sein. Übrigens äussert sich Heape nirgends bestimmt über seine Anschauung von der Entstehung der Corpora lutea, bestätigt jedoch meine für die Maus gemachten Angaben, dass bei der Bildung des Corpus luteum nur eine Hypertrophie der charakteristischen Zellen des späteren gelben Körpers statthabe. Anscheinend hat Heape wohl selbst sein Material für nicht ganz geeignet für die Frage nach der Herkunft der Elemente des Corpus luteum gehalten. Merkwürdigerweise bildet der Autor ramifizierte Zellen in den angeblich jungen gelben Körpern an Stelle der gewöhnlichen Form der Epithelien ab. Der Verdacht einer mangelnden Konservierung dürfte wohl hier sehr nahe liegen. Jedenfalls kann man in Heapes Publikation leider keinen sicheren Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Corpus luteum der Affen erblicken.

Es folgen nun 1898 zwei kleinere Mitteilungen von Koelliker (34, 36) die ich, trotzdem dass sie sich eigentlich nicht mit der uns hier interessierenden Frage beschäftigen, kurz erwähne, weil in ihnen zur Frage der Herkunft der Elemente des Corpus luteum Stellung genommen wird. Koelliker fand, dass bei atretischen Follikeln, namentlich von Karnivoren, die er mit dem wenig empfehlenswerten Namen Corpora lutea atretica (!) bezeichnet, nach Zugrundegehen des Epithels die Zellen der inneren Thekaschicht — angeblich (aber nicht nachgewiesener Weise) durch Wucherung — eine dem Corpus luteum ähnliche Bildung liefern und glaubte daraus schliessen zu dürfen, dass auch das (wahre) Corpus luteum dieses Ursprungs sei.

Es folgt nun eine Veröffentlichung von Clark (37) über Untersuchungen, die im anatomischen Institut zu Leipzig angestellt wurden. Obschon bereits durch die beiden ausführlichen Veröffentlichungen des Ref. der Weg für jeden einsichtigen Nachuntersucher der Corpus luteum-Frage vorgezeichnet war, glaubte Clark dennoch auch auf anderem Wege zum Ziele gelangen zu können, allerdings nachdem er vergeblich versucht hatte, die Untersuchungsweise des Ref. beim Kaninchen, Meerschweinchen und der Maus nachzuahmen. Dabei scheint sich Clark überzeugt zu haben, dass dies nicht so einfach ist, wie er glaubte, scheint die Überzeugung von der Notwenidgkeit eines solchen Vorgehens aber auch verloren zu haben. Deswegen wurde der allerdings bequemere Weg beschritten und auf dem Schlachthaus Normalstadien für die Entwickelung des Corpus luteum des Schweines gesammelt. Dass diese Art und Weise, zu untersuchen, nicht statthaft ist, ist bereits an anderer Stelle (38) ausgeführt worden, hat auch wohl jedem Fachgenossen von vornherein eingeleuchtet.

Ich vermeide hier die unliebsame Wiederholung der zahlreichen Ir-

tümer, Ungewissheiten und Fehlschlüsse aus der Publikation Clarks; wer sich dafür interessiert, findet die Mehrzahl derselben in einer kurzen Erwiderung des Ref. gewürdigt (38). Der Aufsatz Clarks war insbesondere nach den vorausgegangenen Mitteilungen des Ref. ein ebenso kühnes wie fragwürdiges Unternehmen; seinem Wert nach steht er noch tief unter den Arbeiten von 1895, da letztere zum Teil wenigstens dadurch entschuldbar waren, dass brauchbare Vorarbeiten fehlten.

Ich erwähne hier nur: Clark hat nicht vermocht und auch nicht versucht, irgend welche Beweise für Natur oder Alter der von ihm als Corpora lutea beschriebenen Gebilde zu geben. Wahrscheinlich hat er teils atretische Follikel, grösstenteils aber längst ausgebildete, ja wahrscheinlich schon in Rückbildung begriffene Corpora lutea als Entwickelungsstadien ausgegeben.

Erfreulicher Weise erschien fast gleichzeitig eine Arbeit über das Corpus luteum und seine Entstehung, die im Gegensatz zu der von Clark alle Beachtung verdient. Der Verf., C. H. Stratz (39) hat denselben Weg für die Lösung der Frage beschritten, wie ich in meinen beiden Publikationen. Die Arbeit ist nach Angabe des Autors 1896 schon abgeschlossen und berücksichtigt infolgedessen die seitdem erschienene Litteratur nicht mehr.

Als Untersuchungsobjekt dienten Eierstöcke frisch begatteter Exemplare von Tupaja javanica, z. T. Sorex, insbesondere aber Tarsius spectrum. Als Altersbestimmung dienten die entlerrten und befruchteten Eier. Insbesondere bei Tarsius wurde eine recht vollständige Entwickelungsserie von frisch geplatzten Follikeln beobachtet, ich gehe daher in der Besprechung der Arbeit von Stratz auch von seinen Beobachtungen bei Tarsius aus.

Auf einer der Tafeln (VIII) der Arbeit hat Stratz eine Reihe Übersichtsbilder des sprungreifen und frisch geplatzten Graafschen Follikels von Tarsius sowie die Umbildungsstadien zum Corpus luteum zusammengestellt. Schon äusserlich erinnern diese Bilder ungemein an die entsprechenden Stadien der Maus, während sie in ihrer äusseren Form von denen des Kaninchens abweichen. Der Graafsche Follikel kollabiert nach dem Platzen bei Tarsius stark, die Rissöffnung schliesst sich schnell und es findet, wie bei der Maus, von neuem eine (starke) Flüssigkeitsausscheidung statt, so dass, wie bei der Maus, cystische Bildungen entstehen, deren Hohlraum durch reine aber starke Hypertrophie der Follikelepithelien verdrängt wird, während Bindegewebe und Gefässe von der inneren Thekaschicht aus ins hypertrophierende Epithel eindringen und so wie bei der Maus und Kaninchen zum Stütz-

werk des Epithels werden. Die „Luteinzellen" gehen also bei Tarsius aus den hypertrophierten Follikelepithelzellen hervor.

In seltenen Fällen fand Stratz Blutungen. Er glaubt übrigens, dass das Blutextravasat erst spät, wenn die Cystenhöhle sich zu schliessen beginnt, in diese hinein erfolgt. Bei Tupaja fand Stratz noch seltener Blutungen. Bei dieser und Sorex ist die cystische Form der in Bildung begriffenen Corpora lutea weniger ausgesprochen. Dieselben scheinen also eine Mittelstellung zwischen Maus und Tarsius einerseits und Kaninchen anderseits einzunehmen.

Die Angabe Stratzs, dass schon vor dem Follikelsprung blutkörperchenführende Gefässsprossen ins Epithel des Follikels eindringen, dürfte wohl mehr auf mechanische Faltungen der Epithelschicht zurückzuführen sein.

Das Corpus luteum bei Tarsius und Tupaja entsteht ebenso schnell, wie bei Maus und Kaninchen, schon während der Furchung des entleerten Eies. Wie bei der Maus und wie es auch a priori zu erwarten ist, besteht kein Unterschied in der Bildung der Corpora lutea, ob Befruchtung erfolgt oder nicht. Corpora lutea menstruationis-Stratz seu spuria vieler Autoren[1]) entstehen ebenso wie Corpora lutea graviditatis-Stratz seu vera der Autoren.

Stratz schliesst, und mit vollem Rechte, dass auch bei anderen Säugetieren der Prozess der Bildung des Corpus luteum nicht anders verlaufen könne. Es folgt nun eine Arbeit von H. Rabl (40) noch aus demselben Jahre, welche vom menschlichen Corpus luteum handelt. Obwohl das wenige Material, das Rabl zur Verfügung stand, mit grosser Sorgfalt durchgearbeitet wurde, obwohl Rabl vielleicht auch die jüngsten bisher beobachteten Corpora lutea vom Menschen untersucht hat, so muss ich dennoch behaupten, dass die Untersuchungen Rabls keinen Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Corpus luteum liefern. Das jüngste von Rabl beobachtete Stadium war vielleicht 10 Tage alt. Um diese Zeit ist aber der Prozess der Bildung des Corpus luteum längst beendet und aus Erfahrungen von Tieren wissen wir, dass schon während der Furchung des entleerten Eies der Prozess zu Ende geht, was mit der mutmasslichen Funktion des Corpus luteum auch nicht anders vereinbar ist.

Übrigens war auch nach Ansicht von Rabl selbst sein Material nicht im Stande, die Frage nach der Herkunft der „Luterinzellen" zu ent-

[1]) Paladino (13), Koelliker (35, 36) u. a. nennen dagegen bekanntlich die atretischen Follikel Corpora lutea spuria. Während Stratz mit mir u. a. neueren einen Unterschied zwischen vera und spuria leugnet, widmet kürzlich H. Rabl (40) den letzteren eine ausführliche Besprechung.



scheiden. Aber auch in anderen Beziehungen scheint mir Rabl mit einem viel zu kleinen und teilweise auch nicht genügend bekannten Material gearbeitet zu haben; Rabl nimmt mit mir an, dass die „Luteinzellen" seiner jüngsten Präparate die hypertrophierten Follikel-Epithelzellen sind. Er findet aber zwischen diesen und der Theka noch eine Anzahl kleinerer epitheloider Zellen, die Rabl der innern Thekaschicht zurechnet, von denen er aber annehmen zu dürfen glaubt, dass sie ebenfalls zu Luteinzellen werden. Es scheint mir, dass Rabl zufällig ein Corpus luteum des Menschen beobachtet hat, an dem, wie das gelegentlich auch bei Tieren vorkommt, ein Teil der ursprünglichen Zellen der inneren Theka schicht unverändert geblieben ist und sich nicht zu spindelförmigen Bindegewebszellen umgebildet hat. Sonst glaube ich nicht, dass man irgend etwas aus den im übrigen recht interessanten Mitteilungen H. Rabls für die hier behandelte Frage benutzen könnte.

Ich (44) nahm kürzlich auf der Versammlung der anatomischen Gesellscharft zu Tübingen Gelegenheit, an der Hand meiner Präparate nochmals auf die Frage der Entstehung des Corpus luteum zurückzukommen.

Bei dieser Celegenheit teilte E. van Beneden (42) die Resultate einer von Honoré (42) unter seiner Leitung angefertigten Untersuchung der Entwickelung des Corpus luteum des Kaninchens mit. Das Material wurde auf gleiche Weise gewonnen, wie ich es bei der Maus und dem Kaninchen ebenfalls gethan hatte, d. h. es wurden frisch begattete Tiere benutzt und das Alter der Corpora lutea nach dem Coitus, bezw. dem Alter der befruchteten Eier bestimmt. Van Beneden weist speziell auf den Unterschied hin, welcher zwischen einem so systematisch gewonnenen und einem nach der Art von Clark gesammelten Material bestehe. Die Resultate, zu denen Honoré unter van Benedens Beistand gelangt ist, entsprechen vollkommen und insbesondere in allen prinzipiellen Punkten dem, was ich früher bei der Maus und dann noch bei demselben Untersuchungsobjekt wie die beiden belgischen Autoren fand. Die „Luteïnzellen" der Autoren gehen aus den hypertrophierenden Follikelepithelzellen hervor, das Bindegewebe und die Gefässe des Corpus luteum nehmen ihren Ursprung aus der inneren Thekaschicht. Es sind also auch die Resultate dieser neuesten Untersuchung auf dem Gebiet der Entwickelung des gelben Körpers mit denen von Stratz identisch.

Die kleinen — durchaus unwesentlichen — Abweichungen in den Angaben Honorés von dem, was ich beschrieb, scheinen mir im wesentlichen auf individuelle Verschiedenheiten zurückzuführen zu sein. Letztere sind grösser als man gewöhnlich denkt. So bildet sich unter vielen hundert Fällen z. B. einmal ein Corpus luteum der Maus in seiner äusseren Er-

scheinung wie das des Kaninchens, d. h. ohne cystischen Charakter. In anderen Fällen erhalten sich unveränderte Zellen der ursprünglichen inneren Thekaschicht viel länger als gewöhnlich. Trifft man bei einem nicht besonders reichen Material derartige Fälle, so kommt man leicht in die Lage, sie für die Norm zu halten.

So scheint mir auch die von van Beneden-Honoré als normal angenommene Beobachtung, dass nur ein Teil der inneren Thekazellen sich nach dem Platzen des Follikels zu spindelzelligem Bindegewebe umbilden, ein anderer Teil sich lange Zeit unverändert erhalten soll, jedenfalls nicht immer zutreffend. Gelegentlich finde ich auch noch in späteren Stadien (42 und 52 Stunden post coitum) kleine Inseln solcher Zellen, ein andermal dagegen nicht und in etwas älteren (70 nnd 96 Stunden post coitum) habe ich solche bisher noch nicht auffinden können, obwohl ich mir nach Veröffentlichung van Benedens meine Präparate daraufhin noch einmal genau durchgesehen habe.

Ferner giebt van Beneden nach Honoré als konstant an, dass am frisch geplatzten Follikel Blutextravasate zwischen das Epithel erfolgen auch an Stellen, die der Rissöffnung des Follikels gegenüberliegen. Solche Blutungen können dann nicht durch Zerreissen von Gefässen an der Sprungöffnung des Follikels stammen, sondern gehen aus der Berstung von Kapillaren, die unmittelbar unter dem Follikelepithel in der Theka interna liegen, hervor. Die Berstung erfolgt wahrscheinlich durch plötzliche Verminderung des Druckes nach dem Platzen des Follikels.

Ich habe daraufhin noch einmal meine Präparate nachgesehen und kann bestätigen, dass das von Honoré beobachtete Verhalten, das ich in meiner Publikation nicht hervorgehoben habe, in der Regel statt hat, aber doch in sehr wechselndem Masse und wechselnder Ausdehnung. Ich habe Präparate frisch geplatzter Follikel, bei denen fast das ganze Epithel von vereinzelten roten Blutkörperchen durchsetzt ist, andere, wo das Verhalten nur in näherer oder weiterer Umgebung der Rissöffnung zu beobachten ist. Jedenfalls hat es keine Bedeutung für die Frage der Entstehung des Corpus luteum. Dass übrigens Hämorrhagien, insbesondere grössere, die beim Kaninchen sehr selten sind, nur auf diesem Wege entstehen sollten, wie Honoré angiebt (sodass auch die im Centrum des geplatzten Follikels bezw. jungen Corpus luteum gefundenen Blutmassen durch Durchtreten der Blutkörperchen durch die Epithelschicht entstünden), scheint mir sehr wenig wahrscheinlich, zumal bei der Maus, wo Hämorrhagien, insbesondere stärker ausgebildete, häufiger sind als beim Kaninchen, niemals zwischen den Epithelzellen Blutkörperchen gefunden werden, in keinem Stadium. Dass hierbei natürlich unendlich viel individuelle Varianten vorkommen

können und müssen, ist klar. Nur ein sehr grosses Material berechtigt dazu, den einen oder andern Vorgang für konstant oder für zufällig zu erklären.

Aus den Mitteilungen van Benedens (42) ersehe ich, dass Bellog (43) auf dem ersten Kongress der französischen Anatomen die Entwickelung des Corpus luteum bei der Ratte und dem Meerschweinchen untersucht hat. Nach Bellog soll das Follikelepithel ausser den „Luteinzellen" auch das Bindegewebe und selbst die Blutkörperchen des Corpus luteum liefern. Da mir die betreffende Veröffentlichung nicht zugänglich ist, vermag ich nicht über dieselbe zu urteilen, glaube aber, dass die Annahme, Bindegewebe und selbst Blutkörperchen entstünden aus dem Epithel, entschieden auf einem Irrtum beruht. Abgesehen davon, dass derartiges noch nie an anderen Objekten beobachtet worden ist, dürfte es um so weniger wahrscheinlich sein, als sich die Abstammung dieser Gewebe bei der Maus und beim Kaninchen mit Sicherheit nachweisen lassen.

Schliesslich ermächtigt mich Herr Prof. Bonnet zu der Mitteilung, dass er ebenfalls beim Hunde Gelegenheit gehabt hat, die früheşten Stadien der Entwickelung des Corpus luteum zu untersuchen und mit demselben Resultate wie ich, Stratz, van Beneden-Honoré.

Überblicken wir also die Ergebnisse der neueren Litteratur über die Bildung des Corpus luteum, so sehen wir, dass bereits für eine Reihe von Säugetieren (Maus, Kaninchen, Tubaja, Tarsius, Hund — vielleicht auch Ratte und Meerschweinchen) der Nachweis geführt ist, dass die alte Baersche Auffassung von der Entstehung des Corpus luteum falsch ist. Mangel an geeignetem Untersuchungsmaterial, oberflächliche Vergleiche bei ungünstigen Beobachtungsobjekten, Verwechselungen mit anderen Gebilden wie atretischen Follikeln und nicht zuletzt vorgefasste Meinungen waren es, welche diese falsche Anschauung so lange haben bestehen lassen können. Sind doch selbst einige Autoren soweit gegangen, diejenigen fast als Ketzer zu verschreien, welche sich nicht ohne weiteres zu der Baerschen Anschauung bekennen wollten. Die Geschichte des Corpus luteum und seiner Entstehung war eine der grössten Irrungen auf dem Gebiete der Histologie. Hoffentlich trägt dieses Referat dazu bei, bei dem letzten einsichtigen Fachgenossen den letzten Zweifel zu beseitigen.

Wenn es trotzdem heute noch Forscher giebt, welche an der Baerschen Hypothese von der Entstehung des Corpus festhalten, so erwarte ich nicht, dass dieselben sich durch diese Zeilen bekehren. Wem es nicht genügt, dass bei einer Reihe von Säugetieren, bei denen allein der Vorgang der Entwickelung des Corpus luteum untersucht worden ist, vollständige gleichartige Resultate erzielt worden sind, der möge andere Objekte nach

derselben Methode untersuchen. Man glaube aber nicht, dass man durch Untersuchung von noch so viel menschlichen Eierstöcken für diese Frage etwas Förderndes herausbringt. Wenn man zahlreiche, ja hunderte von Eierstöcken von Säugetieren untersucht, die viel öfter ovulieren als der Mensch und bei denen 10 und mehr Graafsche Follikel gleichzeitig reifen, so findet man wahrscheinlich kein einziges Stadium der Bildung des Corpus luteum. Wie soll man nun aus dem follikelarmen, menschlichen Eierstock, in dem wahrscheinlich nur selten Follikel reifen und platzen und dann zumeist nur in Einzahl, etwas von der Entstehung des gelben Körpers spontan finden bei dem wenigen brauchbaren Material, dessen man habhaft werden kann.

Ich glaube, dass es nur durch einen ganz aussergewöhnlichen Zufall sich ereignen könnte, dass man je einmal auch nur ein einziges Entwickelungsstadium des menschlichen Corpus luteum zu Gesicht bekommt.

Vorläufig wird man sich also wohl auf die Untersuchung der tierischen Corpora lutea beschränken müssen. Die bei diesen einstimmig gewonnenen Resultate darf man aber meines Erachtens ohne weiteres auch auf den Menschen übertragen. Ebenso wie wir zahllose Entwickelungsprozesse menschlicher Organe noch nicht kennen, wie wir über die allererste Entwickelung des menschlichen Eies noch gar nichts wissen und die bei anderen Säugetieren gewonnenen Erfahrungen mit Recht auf die menschlichen Verhältnisse übertragen, mit demselben Rechte können wir das auch bei der Entwickelung des Corpus luteum thun. Wir sind ja durch das Studium der Embryologie insbesondere längst dazu gelangt, die Gleichartigkeit der Entwickelungsvorgänge bei den verschiedensten Tierformen und die Identität derselben bei verwandten Arten konstatiert zu haben. Warum soll man nicht das gleiche beim Corpus luteum thun? Bloss darum nicht, weil eine Reihe von Autoritäten sich von einem alteingewurzelten Irrtum nicht ohne weiteres trennen wollen, an dessen Existenz sie selbst interessiert sind?

Nachtrag.

Obiges Referat war schon mehrere Wochen abgeschlossen, als im Anatomischen Anzeiger, Bd. XVI. Nr. 12 ein Aufsatz von H. Doering erschien, betitelt: „Beitrag zur Streitfrage über die Bildung des Corpus luteum". Obwohl der Inhalt desselben ebensowenig Bezug auf seine Überschrift wie zu diesem Referat hat, so möchte ich dennoch hier noch kurz auf die Veröffentlichung Doerings eingehen, um zu verhüten, dass etwa der eine oder der andere der Fachgenossen, der nicht Gelegenheit hat,

den ganzen Artikel des Autors zu lesen, zu der Annahme kommen könnte, es handele sich wirklich um einen Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Corpus luteum.

Doering verweist auf seine Inauguraldissertation, die mir nicht zugänglich ist, deren Titel auch nicht einmal genannt wird. Ich muss mich also darauf beschränken, auf die einzige mir vorliegende Publikation einzugehen. In dieser behauptet der Autor, an „einer grossen Anzahl von Schweineovarien“ ... „sämtliche[1]) Stadien vom sprungreifen Follikel bis zum völlig ausgebildeten Corpus luteum“ untersucht zu haben — und zwar in einem Sommersemester. Macht man aus den „sämtlichen“ auch nur das Wort sehr viele oder selbst nur viele, so dürften wohl mehrere Jahre dazu gehören, um ein solches Material zu sammeln. Aber ein solches hatte Doering nach eigenem Geständnis auch gar nicht zur Verfügung, denn es waren willkürlich gesammelte Eierstöcke in der Art, wie sie Clark (siehe oben l. c.) zur Gewinnung seiner „Normalstadien“ benutzte; Doering konnte auch nicht für eines seiner Entwickelungsstadien durch Nachweis der befruchteten Eier die Gewissheit liefern, dass es sich um ein Corpus luteum handelte. Ebensowenig ist es wahrscheinlich, dass er bei Schlachthausmaterial (solches dürfte wohl lediglich in Frage gekommen sein) durch Zufall auf ein Entwickelungsstadium des Corpus luteum getroffen ist. Ich wiederhole nochmals: bei so häufig und in so starkem Masse ovulierenden Tieren wie Maus und Kaninchen trifft man unter Hunderten von planlos gesammelten Eierstöcken nur durch seltenen, ja sogar sehr seltenen Zufall auf ein wirkliches Entwickelungsstadium des Corpus luteum, das übrigens nur der als solches erkennen dürfte, welcher durch vorausgegangene Untersuchungen über das Aussehen dieser Gebilde unterrichtet ist, denn insbesondere frühe Entwickelungsstadien des Corpus luteum, namentlich bei der Maus, sind der ausgebildeten Formation so unähnlich wie nur irgend denkbar.

Man muss sich nun schon einmal, will man sich über die Entwickelung des Corpus luteum orientieren, an die Unbequemlichkeit einer derartig systematisch geführten Untersuchung gewöhnen, wie dies ausser mir auch bereits mehrere Nachuntersucher gethan haben (siehe oben l. c. l. c.). Der Wert eines Materials aber, wie es Doering benutzte, ist gleich Null für die Entscheidung der Frage der Histogenese des Corpus luteum.

Doering scheint übrigens über die Litteratur des Gegenstandes nicht ganz unterrichtet zu sein, da er meint, diese Angelegenheit sei eine Streitfrage zwischen Clark und mir. Meiner Ansicht nach existiert eine solche gar nicht. Clark hat ganz andere Sachen untersucht als diejenigen sind,

[1]) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

von denen meine Veröffentlichungen handeln. Wer bisher wirklich Entwickelungsstadien des Corpus luteum untersucht hat, der ist auch zu demselben Resultat gelangt wie ich; wer aber ganz grundverschiedene Objekte untersucht, kann auch über die Entstehungsweise des Corpus luteum nicht ins Klare kommen.

Die Litteratur über die Entstehung des Corpus luteum, so jung sie ist, ist nicht die Streitfrage zwischen mir und Clark, sondern sie verfügt bereits über mehrere gediegene auf systematischer Untersuchung basierende Veröffentlichungen (siehe oben), von denen Doering allerdings keine Kenntnis gehabt zu haben scheint. Ob der Autor meine Publikationen über den Gegenstand gelesen hat, kann ich aus seinen Angaben nicht ersehen, muss es aber bezweifeln, sonst könnte er die Resultate derselben nicht derartig ignorieren und hätte vielleicht auch aus denselben lernen können, wie man eine Untersuchung über die Entwickelung eines solchen Objektes überhaupt anzustellen hat. Ausser meinen beiden Veröffentlichungen hätte Doering noch mindestens diejenige von Stratz (l. c.) berücksichtigen müssen, was nicht geschehen ist.

Mir macht es den Eindruck, als hätte Doering zu seiner Veröffentlichung nur meine Erwiderung auf die Arbeit Clarks gelesen. Jedenfalls ist die Kühnheit zu bewundern, mit der sich Doering über die Ergebnisse der Untersuchungen von Forschern hinwegsetzt, denen ein Beobachtungsmaterial von ganz anderer Bedeutung zur Verfügung stand als das seine war.

Ehe ich auf das wenige eingehe, was Doering wirklich beobachtet hat, möchte ich kurz den recht charakteristischen Schlusssatz seiner Veröffentlichung erwähnen. Ich citiere ihn hier wörtlich: „Zugleich möchte ich noch einem Einwand, der meiner Auffassung gemacht werden könnte, entgegentreten. Da ich nicht in der Lage war, die zu den beschriebenen Corpus luteum [1]) zugehörigen Ovula aufzusuchen und nachzuweisen, kann behauptet werden, dass die von mir gesehenen Gebilde sogenannte Corpora lutea atretica seien. Diesen Einwand, der schon wegen der bedeutenden Grössenentwickelung der betreffenden Corpora lutea kaum berechtigt sein dürfte, kann ich ausserdem die bisher nicht widerlegte Ansicht Koellikers entgegenhalten, dass zwischen der Bildung der Corpora lutea vera und atretica kein Unterschied besteht und dass letztere zweifellos bindegewebiger Natur seien."

Es scheinen Doering zum Schlusse doch also einige Zweifel gekommen zu sein, ob er wirklich „sämtliche Stadien vom sprungreifen

[1]) Als Pluralis von Corpus luteum gebraucht Doering bald die lateinische Singular-, bald die Pluralform!

Follikel bis zum völlig ausgebildeten Corpus luteum" untersucht habe. Da er den einzig massgebenden Nachweis für die Natur und das Alter der Corpora lutea, nämlich den Nachweis der befruchteten Eier, nicht erbringen konnte, so behilft sich Doering mit indirekten Beweisversuchen. Den ersten, dass es wirklich Corpora lutea (vera) seien, scheint Doering selbst als nicht recht gelungen zu betrachten; er lässt deswegen die Möglichkeit, dass es „Corpora lutea atretica"[1]) seien, offen, was seiner Auffassung nach aber ganz gleichgültig ist, da die Ansicht eines anderen Autors von der Gleichwertigkeit beider Formationen nicht widerlegt sei.

Diese Schlussfolgerung wirft kein gutes Licht auf die Logik des Autors. Derselbe scheint zu glauben, dass eine irgendwo ausgesprochene Vermutung, auch wenn sie sich gar nicht auf eigentliche Untersuchungen oder Erfahrung enstützt, solange richtig sei, bis nachgewiesen wird, dass sie falsch ist. Das ist ungefähr die Logik eines französischen Kriegsgerichts, das den Angeklagten verurteilt, nicht weil er seine Schuld nachweisen kann, sondern weil andere seine Unschuld nicht beweisen.

Hätte Doering aber einen Blick in meine Veröffentlichungen geworfen, so hätte er dort den Unterschied in der Entstehung des Corpus luteum und den Folgen der Follikelatresie klar auseinandergesetzt gefunden.

Nun zu den Beobachtungen von Doering, auf Grund deren er sich zum Richter über die Streitfrage nach der Entstehung des Corpus luteum berufen glaubt. Wie sehon oben angegeben, fehlt der Beweis für die Natur der beobachteten Gebilde. Es handelt sich um — anscheinend — Corpus luteum — ähnliche Bildungen, die innerhalb einer dicken, grossen, zelligen Wandschicht — die Zellen werden ohne jeden Grund und ohne weitere Erklärung einfach als „Luteïnzellen" (s. ob. p. 935) bezeichnet — eine geringere Masse kleiner Zellen enthielten. Letztere werden ihrer Ähnlichkeit mit dem Epithel anderer Follikel wegen als Epithelzellen[2]) bezeichnet. Die Erklärung, welche Doering für diese ganz unkontrollierbaren Bildungen giebt, lautet: Die betreffenden Gebilde sind corpa lutea (ob vera??), bei denen ausnahmsweise das Epithel beim Follikelsprung nicht zu Grunde gegangen ist, sondern sich intakt (?) erhalten hat. Dass Doering bei dieser Deutung von ganz falschen Voraussetzungen ausgeht, ist im obigem Referat zur Genüge ausgeführt, worauf ich hiermit verweise.

---

[1]) Ich brauche wohl nicht nochmals zu erwähnen, welcher Widerspruch in der Bezeichnung „Corpus luteum atreticum" liegt.

[2]) Wenn Doerings Abbildungen naturgetreu sind, was ich annehme, so dürfte es sich wohl thatsächlich um Epithel handeln und zwar ziemlich sicher um Epithelreste in atretischen Follikeln.

Im übrigen kann ich solchen Beobachtungen, wie denen Doerings nur das entgegenhalten, was E. van Beneden auf der letzten Anatomenversammlung zu Tübingen, gegenüber den Beobachtungen Clarks (s. ob. p. 943) ausgeführt hat. Diese Worte dürften um so schwerer wiegen, als sie nicht nur von einem auf diesem Gebiete durchaus erfahrenen Forscher kommen, sondern vor allem, weil van Beneden selbst früher (s. ob.) ehe er den einzig zum Ziele führenden Weg der Untersuchung der Histiogenese des Corpus luteum eingeschlagen hatte, sich der älteren von ihnen selbst nun als unrichtig erkannten Auffassung zugeneigt hatte, zu derselben, die auch Doering recht vertritt.

Wer sich der ungeheuren Mühe und den vielleicht noch viel grösseren Kosten unterziehen wollte, die Untersuchung der Entwickelung des Corpus luteum bei Schweine, so vorzunehmen, wie ich es bei Maus und Kaninchen, Stratz bei Tupaja und Tarsius, van Beneden und Honoré beim Kaninchen gethan haben, der darf erst Anspruch darauf machen, einen Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Corpus luteum des Schweines geliefert zu haben.

IV.

Placentar-Anatomie.

Von

H. Strahl, Giessen.

Litteratur;

1. Van Beneden, Recherches sur les premiers stades du développement du Murin (Vespertilio murinus). Anat. Anz. Bd. XVI. Nr. 13. 14. 1899.
2. Blacher, Ein Beitrag zum Bau der menschlichen Eihüllen. Arch. f. Gyn. Bd. 57. H. 1. 1899.
3. D'Erchia, Beitrag zum Studium des schwangeren und puerperalen Uterus. Zeitschr. f. Geb. u. Gyn. Bd. 40. H. 3. 1899. (Vergl. auch: Atti della società italiana di Ost. e Gin. Vol. 5. Roma 1898.
4. Fränkel, Vergleichende Untersuchungen des Uterus und Chorionepithels. Arch. f. Gyn. Bd. 55. H. 2.
5. v. Herff, Beiträge zur Lehre von der Placenta und den mütterlichen Eihüllen. II. Zur Lehre von der Placenta praevia. Zeitschr. f. Geb. u. Gyn. Bd. 36. 1897.
6. His, Die Umschliessung der menschlichen Frucht während der frühesten Zeiten der Schwangerschaft. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1897.
7. Hubrecht, Über die Entwickelung der Placenta von Tarsius und Tupaja nebst Bemerkungen über deren Bedeutung als hämatopoietische Organe. Extracted from the proceedings of the international congress of Zoology. Cambridge 1898.
8. Johannesen, Über das Chorionepithel des Menschen. Monatsschr. f Geb. u. Gyn. Bd. 5. 1897.
9. Kossmann, Studien zur normalen und pathologischen Anatomie der Placenta. Arch. f. Gyn. Bd. 57. 1899.
10. Marchand, Beiträge zur Kenntnis der Placentarbildung. Die Placenta des Kaninchens mit Bemerkungen über die Placenta der Katze. Schriften d. Gesellsch. z. Beförderung der gesamten Naturwissenschaften zu Marburg. Bd. 13. Abt. 3. 1898.
11. Derselbe, Mikroskopische Präparate von zwei frühzeitigen menschlichen Eiern und einer Decidua. Sitzungsber. d. naturf. Ges. Marburg 1898. Nr. 7.
12. Derselbe, Noch einmal das Chorionepitheliom. Centralbl. f. Gynäk. 1898. Nr. 31.
13. Maximow, Zur Kenntnis des feineren Baues der Kaninchenplacenta. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 51. 1898.

14. Opitz, Vergleich der Placentarbildung bei Meerschweinchen, Kaninchen und Katze mit derjenigen beim Menschen. Verh. d. Ges. f. Geb. u. Gyn. zu Berlin. 10. Febr. 1899. Zeitschr. f. Geb. u. Gyn. Bd. 41. H. 1.
15. Paladino, Per la struttura dei villi del corion umano nei primordii dello sviluppo e dei loro primi rapporti colla mucosa uterina. Rend. d. R. Accad. d. Sc. Fisiche e Mat. di Napoli. Fasc. 8—11. 1898. Dasselbe in: Archives italiennes de Biologie. T. XXXI. Fasc. II.
16. Derselbe, Della genesi degli spazii intervillosi della placenta umana e del loro primo contenuto in paragone di parte consimile di alcuni mammiferi. Estratto dal Rend. della R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche di Napoli. Fasc. 6° e 7°. 1899.
17. Derselbe, Delle genesi e del tempo nel quale compaiono le cellule gigantesche nella placenta humana. Ibid.
18. Peters, Über die Einbettung des menschlichen Eies und das früheste bisher bekannte menschliche Placentationsstadium. Leipzig u. Wien 1899.
19. Derselbe, Über früheste menschliche Placentation. Monatsschr. f. Geb. u. Gynäk. Bd. IX. 1899.
20. Pfannenstiel, Zur Frage des Syncytiums und des Deciduoma malignum. Centralbl. f. Gyn. 1898.
21. Ponfick, Über Placenta praevia, insbesondere die Placenta praevia cervicalis. Berliner klin. Wochenschr. 1899. Nr. 35.
22. Ruge, C., Über die menschliche Placentation. Verh. d. Ges. f. Geb. u. Gyn. zu Berlin. Zeitschr. f. Geb. u. Gyn. 1899. Bd. 39.
23. Derselbe, Bemerkungen zur frühesten menschlichen Placentation nach Hubert Peters. Monatsschr. f. Geb. u. Gyn. Bd. 9. 1899.
24. M. B. Schmidt, Über Syncytiumbildung in den Drüsen der Uterusschleimhaut bei ektopischer Gravidität. Monatsschr. f. Geb. u. Gyn. Bd. VII. H. 1.
25. Selenka, Blattumkehr im Ei der Affen. Biologisches Centralbl. Bd. XVIII. Nr. 15. 1898.
26. Derselbe, Atypische Placentation eines altweltlichen Schwanzaffen. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. Suppl. II. Leiden 1898.
27. Siegenbeek van Heukelom, Über die menschliche Placentation. Arch. f. Anat. u. Phys. 1898. Anat. Abteilg.
28. Graf Spee, Über die menschliche Eikammer und Decidua reflexa. Verhandl. d. anat. Gesellsch. Kiel 1898.
29. Spuler, Beiträge zur Histologie der Blasenmole. Zeitschr. f. Geb. u. Gyn. Bd. 40. H. 1. 1899.
30. Strahl, Der Uterus gravidus von Galago agisymbanus. Schriften d. Senckenbergischen naturforschenden Gesellsch. zu Frankfurt a. M. 1899.
31. Van der Stricht, La fixation de l'oeuf de chauve-souris à l'interieur de l'utérus (V. noctula). Verhandl. d. anat. Gesellsch. Tübingen 1899.

Inhalt.

Als wir nach der Naturforscher-Versammlung zu Braunschweig zum letzten Male über neuere Arbeiten auf dem Gebiete der Placentar-Morphologie berichteten, konnten wir kurz der dort vorgelegten Funde von Peters und von Siegenbeek van Heukelom Erwähnung thun, welche beide Gelegenheit gehabt haben, junge menschliche Fruchtblasen in situ untersuchen zu können.

Heute besitzen wir die ausführlichen Mitteilungen der beiden Forscher und es ist die Möglichkeit gegeben, sich an der Hand der von den Autoren gelieferten Abbildungen ein vollkommeneres Bild von dem Wert ihrer Beobachtungen zu machen. Die beiden Arbeiten stehen in der Litteratur über die menschliche Placenta augenblicklich im Vordergrund des Interesses, und haben bereits manigfache Diskussion veranlasst.

Auch die Litteratur über den Aufbau tierischer Placenten hat, wie unser Verzeichnis nachweist, sich reichlichen Zuwachses zu erfreuen gehabt; auch hier finden wir eine Reihe der wichtigsten Fragen behandelt, zum Teil allerdings unter lebhaftem Widerstreit der Meinungen.

Ehe wir aber an die Besprechung der Arbeiten der letzten beiden Jahre gehen, mag es dem Ref. gestattet sein, ein kurzes Wort in eigener Angelegenheit vorauszuschicken, das vielleicht nicht ganz überflüssig sein dürfte, um die Stellung desselben in dem Stand der Frage nach der Struktur der Placenta im allgemeinen zu beleuchten.

Wer die neuere Litteratur über die Placenta verfolgt hat, weiss, dass seit Jahren die Beurteilung der Veränderungen, welche die Uteruswand, insbesondere das Uterus-Epithel bei der allmählichen Entwickelung der Placenta durchmacht, einer derjenigen Punkte ist, über welche die Ansichten der Autoren am weitesten auseinander gehen.

Von einem Teil derselben wird so ziemlich jeder Anteil des Uterus-Epithels an dem Aufbau der Placenta geleugnet, von den anderen eine Teilnahme desselben in mehr oder minder ausgiebigem Masse angenommen.

Die Wahrheit wird, wie so vielfach, insofern in der Mitte liegen, als, wie die Untersuchungen der letzten Jahre gelehrt haben, die Struktur der Placenta in der Reihe der Säuger eine ungemein wechselnde ist und ver-

mutlich bei einigen Formen eine ausgiebige Teilnahme des Uterus-Epithels vorkommen wird, während bei anderen eine solche auszuschliessen ist.

Schon jetzt sind die Autoren, welche neuerdings über den Bau diffuser Placenten gearbeitet haben, auch wenn dieselben sonst eine Teilnahme des Uterus-Epithels an dem Aufbau der Placenta leugnen, sich darüber einig, dass bei der diffusen Placenta das Uterus-Epithel dauernd erhalten bleibt.

Das war schon die Meinung der Mehrzahl der älteren Autoren. Der gleichen Anschauung huldigt neuerdings Hubrecht, der Nycticebus untersuchte, Fränkel, welcher einen Uterus gravidus vom Schwein bearbeitete, und Ref., der Gelegenheit hatte, eine grössere Zahl von Uteris madagassischer Lemuriden durchmustern zu können, also Autoren, die sonst auf sehr verschiedenem Boden stehen.

Für andere Objekte liegt die Sache schwieriger.

Ich glaube nun selbst auch für eine Anzahl anderer Placenten eine dauernde Teilnahme des Uterus-Epithels an dem Aufbau der Placenta nachgewiesen zu haben — für Hund, Katze, Frettchen, Maulwurf —, bei anderen gezeigt zu haben, dass wenigstens bei der ersten Anlagerung des Eies an die Uteruswand das Epithel der letzteren noch vorhanden ist, — ohne dass ich auf die älteren Stadien dieser letzteren Placenten vorläufig litterarisch eingegangen wäre.

In der Litteratur aber, in Debatten und im persönlichen Verkehr habe ich den Eindruck gewonnen, als ob ich vielfach als Vertreter einer Lehre gelte, welche das Vorhandensein des Uterus-Epithels als Allgemeinerscheinung in dem Placentarbau festhält und dasselbe ebenso allgemein eine wesentliche Rolle spielen lässt. Hier und da schien es mir sogar, als ob man die Idee habe, ich gäbe mir Mühe, mit Nachdruck einen etwas wankenden Posten zu verteidigen.

Das ist aber nach den verschiedensten Richtungen hin falsch.

Die Arbeiten so vieler Autoren — und das Gebiet der Placentar-Anatomie ist ausgiebig bebaut — haben jeden, der sehen will, zu der Erkenntnis geführt, dass die Verschiedenheiten in dem Entwickelungsgang der Placenten ganz unerwartete sind.

Ich nehme für einzelne Formen selbst als erwiesen an und bezweifle für andere keineswegs die Möglichkeit, dass sie sich anlegen ohne dass von einer Teilnahme des Uterusepithels an ihrem Aufbau die Rede ist. Ich habe teils eigene Erfahrung, teils keine Veranlassung die Angaben bewährter Forscher nur aus theoretischen Gründen anzuzweifeln.

Dagegen kann ich andererseits auch behaupten, dass ich bis dahin für eine Reihe derjenigen Placentarformen, die ich selbst bearbeitete.

keine Einwendungen erfahren habe, die mir soweit sachlich begründet erscheinen, dass mir entweder Irrtümer in meinen eigenen Beobachtungen nachgewiesen seien, oder dass Schlussfolgerungen aus Beobachtungen gezogen werden könnten, die in wesentlichen Punkten besser als die meinigen gestützt seien. Ich habe daher auch keine Veranlassung meinen bisherigen Standpunkt zu verlassen und halte daran fest, dass in einer Reihe von Placenten in der That das Uterusepithel eine nicht unbedeutende Rolle spielt.

Für eine gewisse Gruppe von Placenten muss ich die Frage auch heute noch als eine offene erklären.

Ich habe in den nachfolgenden Berichten für einige Fälle geflissentlich vermieden, Stellung zu nehmen, mich vielmehr auf das rein objektive Referat beschränkt. Es ist das geschehen, weil in denselben Fragen angeschnitten sind, welche voraussichtlich weiterhin auf der Tagesordnung bleiben und mit denen wir uns demnächst wohl noch ausgiebiger zu beschäftigen haben werden. Dass ich in solchen Sachen opponiere, in denen ich besser unterrichtet zu sein glaube, halte ich direkt für Pflicht des Berichterstatters.

Ich möchte im übrigen auch hier den in früheren Referaten eingeschlagenen Gang beibehalten und zuerst die neueren Arbeiten über tierische Placenten besprechen, dann diejenigen über die menschliche anreihen.

Wir wollen dabei zuerst der Untersuchungen von Fränkel (4) gedenken, der über seine Ergebnisse bereits in Braunschweig, ausserdem auf dem Gynäkologenkongress in Leipzig berichtete und dieselben jetzt in zusammenhängender Darstellung giebt.

Wir schicken voraus, dass Fränkel bei seinen Untersuchungen einen Weg gegangen ist, der sicherlich als der prinzipiell rationellste zu bezeichnen ist, den der vergleichenden Anatomie auf möglichst breiter Basis, fügen aber gleich hinzu, dass auch dieser Weg noch beträchtliche Schwierigkeiten bietet und besondere Vorsicht erfordert, wenn er nicht in die Irre führen soll.

Jedenfalls glauben wir, dass Fränkel, wie wir der Einleitung seiner Arbeit entnehmen, ihn sich thatsächlich leichter und einfacher vorgestellt hat, als er ist.

Fränkel ist bei seinen Arbeiten über Uterus- und Chorionepithel, ausgegangen von der pathologischen Anatomie; er hat sich über die Natur der malignen Deciduome unterrichten wollen und als Grundlage für die Beurteilung seiner Präparate zunächst menschliche Ovula und Placenten untersucht, um die Herkunft der beiden die Zottenoberfläche überkleiden-

den Zellenlagen zu eruieren. Er hat sich aber bald überzeugt, dass zur Erledigung dieser Frage für den Menschen sein (und auch anderer Leute) Material vorläufig nicht ausreicht, und hat geglaubt, auf vergleichend anatomischem Wege derselben näher kommen zu können. Wir werden uns im folgenden denn auch nur noch mit diesem Teil der Arbeit beschäftigen.

Die Erfüllung des Vorhabens von Fränkel ist an sich unzweifelhaft ein nicht nur gangbarer, sondern auch richtiger Weg, soweit es sich eben allgemein um die Erörterung der Frage nach Bau und Anordnung von Chorion und Uterusepithel während der Gravidität handelt. Dass man aber aus den Ergebnissen dieser Untersuchungen, soweit sie heute vorliegen, auf die Verhältnisse des Menschen nicht schliessen darf, ergiebt sich ohne weiteres daraus, dass bei den einzelnen Säugern, auch solchen Formen, die einander nahe stehen, die grössten Verschiedenheiten im Aufbau der Placenten vorkommen. Fränkel hat das auch offenbar selbst gefühlt, wenn er sagt, dass bei einer Homologisierung hier mit der grössten Vorsicht vorgegangen werden müsse.

Immerhin muss man aber auch bei diesen Voraussetzungen seine Hoffnungen auf Ergebnisse noch auf ein recht bescheidenes Mass herunterdrücken.

Wenn Fränkel glaubt, dass bei Tieren, welche eine Placenta besitzen, Untersuchungen notwendigerweise sichere Ergebnisse liefern müssen, weil man hier die hinter einander liegenden Stadien mit einander vergleichen könne, so wäre dem gleich entgegen zu halten, dass, auch in dem günstigen Falle, dass man über ein sehr vollständiges Material verfügt, man in seinen Entscheidungen zweifelhaft bleiben kann, weil man auf Präparate und Bilder kommt, die in der That nicht eindeutig sind. So wird es manchem gegangen sein, der auf unserem Gebiete eingehender gearbeitet hat.

Auch die Beweisführung, die Fränkel an die Spitze seiner Untersuchung setzt (pag. 4, Punkt 1—3), ist in der vorliegenden Fassung keineswegs unanfechtbar.

Immerhin erkennen wir an, dass der Weg, den Fränkel eingeschlagen hat, durchaus geeignet ist, zu Fortschritten und neuen Ergebnissen zu führen, wir fügen aber gleich hinzu, dass die Art und Weise, wie der Autor ihn gegangen ist, uns nicht geeignet erscheint, ihm ohne sehr beträchtliche Reserve zu folgen.

Wir müssen hier zunächst bemerken, dass Fränkel im Anfang seiner Darstellung hervorhebt, dass man es in der Hand habe, die Uteri vom allerersten Tage der Anlagerung des Eies an zu untersuchen. Das

trifft nun doch schon in nur sehr bedingtem Masse zu, stellt wenigstens für viele Tiere ganz ungemeine Anforderungen an die Geduld des Arbeitenden und ist für manche direkt wohl nur durch Zufall lösbar. Und ausserdem hat Fränkel selbst von dieser Möglichkeit nur einen sehr bescheidenen, zum Teil gar keinen Gebrauch gemacht.

Denn er hat zwar eine ganze Reihe von Säugetierformen untersucht, von einzelnen derselben aber jedenfalls weniger Exemplare, als für die sichere Fundierung dessen, was er als seine Untersuchungsergebnisse bezeichnet, wünschenswert gewesen wäre.

Fränkel giebt, um die Ergebnisse der Untersuchung voranzustellen, eine Reihe von allgemeinen Sätzen, von denen wir zunächst anführen, dass in der Placenta um so weniger vom mütterlichen Epithel erhalten sei, je höher die Placenta organisiert bezw. je fester die Verbindung zwischen mütterlichen und kindlichen Teilen sei. Er fügt dann zu, dass bei den Nagern und Insektenfressern, deren Placenta von den untersuchten Tieren der menschlichen am nächsten komme, das Uterusepithel am Rande der Placenta schwinde.

Soweit meine eigene Kenntnis reicht, ist zunächst die Übereinstimmung wenigstens der von Fränkel untersuchten Nager- und Insektivoren-Placenten mit der menschlichen doch nur eine sehr bedingte, schon insofern, als genannte Tiere keinen grösseren intervillösen Raum besitzen, sondern die mütterlichen Gefässe derselben, wenn man dieselben mit der menschlichen vergleicht, immerhin kleine, schmale, getrennte Blutbahnen darstellen, zwischen denen die fötalen verlaufen (vergl. unten Opitz).

Und was die Beurteilung der feineren Bauverhältnisse anlangt, so hat sich Fränkel diese leicht gemacht; wenn sie sich so erledigen liesse, wie er meint, so würden derselben am Ende doch nicht so viele Autoren intensive jahrelange Arbeit haben zu widmen brauchen, um dann schliesslich noch in lebhaften Diskussionen zu enden. Fränkel hat, wie eben erwähnt, zwar Uteri einer ganzen Reihe von Tieren untersucht. Ihm haben solche vom Schwein, von der Kuh, dem Schaf, von Hund und Katze, von Kaninchen, Eichhörnchen, Meerschweinchen, Ratte, Maus, endlich vom Maulwurf vorgelegen. Von der einzelnen Art hat er sich aber in vielen Fällen auf die Beobachtung einer sehr geringen Zahl von Vertretern, hier und da (Eichhörnchen, Maulwurf) nur auf einen einzigen beschränkt.

Das geht aber nicht an. Auch vor Fränkel haben die Autoren gewusst, dass man an der reifen oder nahezu voll entwickelten Placenta vieler Tiere das Uterusepithel nur bis zum Placentarrande als eine Lage hoher cylindrischer Zellen verfolgen kann.

Fränkel schliesst nun aus solchen, auch anderen nicht unbekannten Bildern, dass auch innerhalb solcher Placenta kein Uterusepithel vorhanden sei. Ein derartiger Schluss ist aber direkt unrichtig. Man kann alsdann nur sagen, dass es in einem solchen Stadium nicht mehr gelingt, das gleiche Epithel, wie es neben der Placenta liegt, auch in dieser nachzuweisen.

Damit ist aber selbstredend keineswegs ausgeschlossen, dass nicht das Epithel in veränderter Form sehr wohl in der Placenta enthalten sei.

Um Einzelfälle anzuführen, so hat Fränkel von Talpa nur einen graviden Uterus und zwar von einem Tier beschrieben, das am Ende der Tragzeit stand. Daraus darf man doch nicht einmal auf Talpa allein schliessen, viel weniger auf Insektivoren. Von den Nagern ist sein Material ja reichlicher gewesen, hier liegen aber wieder die Verhältnisse bei Cuniculus so verschieden von denen von Cavia und den Muriden, dass man sie kaum zusammenstellen kann.

Ebenso liegt vom Eichhörnchen ein Exemplar vor, das Fränkel von Born erhalten hat. Ich verfüge seit Jahren über eine Anzahl trächtiger Uteri von Sciurus, von denen ich mehrere ebenso wie Fränkel der Liebenswürdigkeit von Collegen Born verdanke. Ich habe aber von letzteren litterarisch bis dahin keinen Gebrauch gemacht, da ich, wenn ich sie mit meinen eigenen Präparaten verglich, den Eindruck gehabt habe, dass sie doch nicht ganz frisch in die konservierende Flüssigkeit gekommen sind. Ob das Exemplar von Fränkel besser gewesen ist, weiss ich nicht, will es aber zu Gunsten von Fränkel annehmen.

Vergleiche ich alle meine Präparate von Sciurus, so muss ich sagen, es ist möglich, dass innerhalb der Placenten sich kein Uterusepithel findet; einen Beweis dafür kann ich denselben aber nicht entnehmen und einen solchen Beweis hat auch Fränkel nicht erbracht.

Ähnliches gilt von den Placenten der Carnivoren, die Fränkel beschreibt; auch hier gehören zur derartigen Beurteilung der Frage, wie sie Fränkel liefert, neben den älteren Stadien, die er besitzt, auch jüngere, die ihm fehlen.

Was die Darstellung Fränkels im allgemeinen anlangt, so geht er so vor, dass er in je einem kürzeren oder längeren Kapitel das oder die Präparate bespricht, die er von der Placenta je einer Tierart besitzt und am Schluss desselben resumiert, was vom Chorionepithel, was vom Uterusepithel und was vom Syncytium er an diesen Präparaten feststellen zu können glaubt.

Das Resultat ist, dass bei den von ihm untersuchten Tieren nur beim Schwein das Uterusepithel bestehen bleibt, dass es bei Kuh und Schaf im

Cotyledo Neigung zur Degeneration zeigt, bei Katze, Kaninchen, Eichhörnchen, Meerschweinchen, Ratte, Maus und Maulwurf keinen Anteil am Aufbau der Placenta nimmt.

Syncytialbildung findet er bei den verschiedensten Geweben.

Die Gesamt-Ergebnisse fasst er in eine Reihe von sehr präcisen Sätzen zusammen; diese sind zum Teil sehr allgemein gehalten, und wären, gehörig gestützt, von grosser Tragweite.

Wir möchten von denselben hier diejenigen als ausserhalb des Bereiches unserer Besprechung liegend ganz bei Seite lassen, welche sich auf die menschliche Pathologie beziehen. (No. 1 und 10). Mit anderen können wir uns ohne weiteres einverstanden erklären, insofern z. B. Syncytien sich während der Gravidität aus verschiedenen Geweben bilden können (9) oder es bislang nicht mit Sicherheit zu entscheiden ist, woher das Syncytium der menschlichen Zotte stammt. (2). Das Urteil über einige der Fragen müssen wir offen lassen, eine letzte Reihe aber als mindestens durch die Fränkelschen Beobachtungen nicht ausreichend gestützt ansehen.

Zu diesen gehört 5, wonach sich zeigen lassen solle, dass je höher die Placenta organisiert sei, in um so ausgedehnterer Weise das mütterliche Epithel schwinde; gehört 6, dass das Chorionepithel um so mehr in das mütterliche epithelberaubte Bindegewebe wuchere, je höher das betreffende Tier in der Tierreihe stehe.

Beistimmen müssen wir Fränkel, um das noch einmal hervorzuheben, in der prinzipiellen Art, wie er die ganze Untersuchung angelegt hat; nur muss eben die Basis eine immer noch breitere sein, als wir sie bei Fränkel trotz aller Weitläufigkeit des Materiales finden.

Auch die Untersuchung einzelner Uteri kann natürlich wertvolle Ergebnisse liefern, nur darf man eben aus denselben nicht mehr ablesen wollen, als sie uns lesen lassen.

Zurück in der vergleichenden Anatomie der Placenta bis auf Torpedo und Seps geht D'Erchia (3), dessen Material für Säugerplacenten aber zum Theil auch nur ein geringes ist. In einem Uterus gravidus der Kuh, der einen Fötus von 5 cm enthielt, findet D'Erchia das Uterus-Epithel noch vor. Das Stadium ist jünger, als die von Fränkel beschriebenen.

Bei Cavia fehlen die für die Beurteilung der mikroskopischen Bauverhältnisse so sehr wichtigen jüngsten Stadien; es wird eine diffuse Dottersacks- und eine discoidale Allantoisplacenta unterschieden. Für die Katze sind ebenfalls nur zwei Uteri älterer Entwickelungszeit zur Beobachtung gekommen, die im wesentlichen die von Strahl beschriebenen Bilder bestätigen. Das letztere thun übrigens auch, wie wir hier gleich zufügen

wollen, die Präparate Marchand (10) und Ruge (22), während die Mittheilungen von Opitz (14), der neben Nagerplacenten (s. u.) auch drei gravide Uteri von der Katze untersucht hat, etwas abweichend lauten. Opitz hat die von Strahl geschilderte Umwandlung des Uterusepitheles ebenfalls gesehen, nimmt aber an, dass das Uterusepithel später so weit zu Grunde geht, dass das Ektoderm, welches auch teilweise plasmodial wird, dem mütterlichen Bindegewebe unmittelbar anliegt.

Die Schemata, welche er als II. und III. zur Erläuterung seiner Auffassung giebt, stimmen in einer Beziehung nicht mit den früher von Strahl veröffentlichten Beobachtungen: Opitz lässt dort, wo die Zottenspitzen in die erweiterten Drüsen hineinhängen, das Epithel der Drüsen zugeschärft aufhören; nach Strahl ist das nicht der Fall, sondern man kann es als Syncytium auf die ektodermale Aussenfläche der Zotte übergehen sehen.

Opitz sagt übrigens gelegentlich auch selbst, dass er aus den drei ihm vorliegenden Stadien ein abschliessendes Urteil nicht hat gewinnen können.

Von lebhaftem Interesse sind die neueren Mitteilungen von Hubrecht über die Placenten von Tarsius und Tupaja.

Hubrecht (7) reiht seinen zahlreichen früheren Placentaruntersuchungen hier weitere an, welche in der vorliegenden Abhandlung der Hauptsache nach darauf hinaus laufen, eine neue Auffassung der Entstehung der roten Blutkörper im Embryonalkörper nicht nur, sondern auch in der Placenta zu geben, um zu zeigen, dass und wie rote Blutkörperchen in der Placenta gewisser Tiere aus embryonalen Zellen entstehen, um dann dem mütterlichen Kreislauf angeschlossen zu werden.

Hubrecht nimmt einen solchen Vorgang an auf Grund von Beobachtungen, die er an den Placenten von Tarsius und Tupaja gemacht hat und giebt gewissermassen als Einleitung eine kurze Übersicht auoh über den allgemeinen Bau auch der Placenten dieser Tiere.

Über Tarsius hat Hubrecht bereits an anderen Stellen Beobachtungen mitgeteilt. Als die wesentlichen Phasen der Placentationsvorgänge von Tarsius bezeichnet er hier zuerst die Vorbereitung von seiten der Uteruswand, indem diese aus ihrem Bindegewebe eine Trophospongia bildet, zwischen der die Drüsen zu Grunde gehen. (Hubrechts Terminologie setzen wir als bekannt voraus).

Dann folgt eine embryonale (ektodermale) Bildung von Trophoblast und eine Vermischung von Trophoblast und Trophospongia, unter bedeutender (etwa 30—40 facher) Volumszunahme der Placentaranlage.

Erst dann setzt die Entwickelung der mesodermalen Zottenbestandteile ein; die Mesodermzotten umgeben sich mit Trophoblasthüllen; zwischen den Trophoblastbalken bilden sich Lakunen, welche vom mütterlichen Blut durchströmt werden.

Endlich erfolgt eine Reduktion des Restes der Trophospongia zu einer dünnen Lage, welche die Grenze gegen das tiefer liegende mütterliche Gewebe darstellt.

Im Anschluss an Tarsius giebt Hubrecht eine Übersicht über die Placentarentwickelung eines javanischen Insektivoren, Tupaja javanica. Wir sehen hier wieder, wie die Placenten von Tieren, die einander im System nahe stehen, trotzdem so vielfach ihre Besonderheiten besitzen; denn auch Tupaja zeigt durchaus charakteristische Abweichungen von den bisher bekannten, unter sich ja auch so verschiedenen Insektivorenplacenten.

Tupaja stimmt, wie Hubrecht angiebt, darin mit Erinaceus und Sorex — und wir können in gewissem Sinne auch sagen mit Talpa — überein, dass sich besondere Haftstellen im Uterus ausbilden, an denen später die Keimblase mit der Uteruswand verklebt.

Diese Haftflecke liegen in jedem Uterushorn je zwei an den Seitenwandungen, die zur Anlage der zwei zu jedem Fötus gehörigen Placenten führen. Jedes Horn pflegt einen Keimling zu beherbergen.

Die Haftflecke bestehen aus einer Wucherung von Bindegewebe und Gefässen, durch welche die an gleicher Stelle vorhandenen Uterindrüsen in die Tiefe gedrängt werden.

Bei der Anlagerung der Keimblase an die Uteruswand lagert sich das Ektoderm an das Uterusepithel und bringt es zum Schwinden.

Das Ektoderm, Hubrechts Trophoblast, wächst erheblich, zugleich unter Bildung von Riesenzellen — megalokaryocytischen Zellbezirken —, bildet aber zeitweise eine Verschmelzungsschicht mit dem Uterusepithel, in welcher in gemeinsamem Plasmodium mütterliche und embryonale Kerne liegen, was von einiger theoretischen Wichtigkeit ist.

Während die mütterlichen Teile zu Grunde gehen, scheidet sich der ektodermale Abschnitt in einen tieferen Cytotrophoblast und einen oberflächlichen syncytialen Plasmoditrophoblast, deren Differenzierung allerdings nur eine vorübergehende ist.

In der Uteruswand hat sich währenddessen aus Bindegewebe die oben erwähnte Wucherung, die Trophospongia Hubrechts gebildet, und nun geht auch die Grenze zwischen Ektoderm und mütterlichem Bindegewebe verloren, die so mit einander verwachsen, dass sie einen „fast unentwirrbaren gemeinschaftlichen Komplex" darstellen. In diesem tritt aber dann

auch die Trophospongia in den Hintergrund, indem der Trophoblast weiterhin überwiegt und das mütterliche Blut wird nunmehr aus mütterlichen Kapillaren in embryonale Trophoblasträume übergeleitet.

Während der ersten Zeit der Entwickelung lagert sich an die Placentaranlagen die Nabelblase an und es besteht eine omphaloide Placentation, dann aber wird diese von der allantoiden abgelöst, indem die Nabelblase von der vorwachsenden Allantois verdrängt wird.

Hubrecht macht hierauf besonders aufmerksam in Hinblick auf die auch in dieser Beziehung abweichenden Verhältnisse von Erinaceus und Sorex, bei denen die Ablösung der ursprünglich omphaloiden Placenta durch die allantoide nur eine physiologische, keine topographische ist.

Bei Talpa kommen, wie wir hinzufügen wollen, beide Formen der Placentation gleichzeitig physiologisch und topographisch nebeneinander vor.

Wenn jetzt die mesodermalen Gewebszellen des Fötus mit den Allantoisgefässen zur endgültigen Zottenbildung in das aus Trophoblast gebildete Gewebskissen einwachsen, bekommen dieselben damit einen Überzug von Trophoblast auf ihrer Aussenfläche, während der Trophoblast selbst die Lakunen bildet, in denen das mütterliche Blut cirkuliert.

Die letzteren sind entstanden, indem der plasmodiale Trophoblast die Kapillaren der Trophospongia umschliesst, und nach dieser Umschliessung geht das Endothel der letzteren zu Grunde.

Das Uterusepithel bleibt neben der Placenta erhalten und ist zum Teil noch auf diese zu verfolgen.

Hubrecht hat, wie oben gesagt, sein reiches Material weiter verwendet, um nach einer ganz anderen Richtung hin zu gehen, nach der viel umstrittenen Frage über die Entstehung und Bedeutung der roten Blutkörperchen, und namentlich über die Beziehungen derselben zur Placenta oder besser der Placenta zu den Blutkörperchen.

Er geht in seinen Betrachtungen aus von den Bildern, die er bei der Untersuchung des embryonalen Blutes von Tarsius und Tupaja bekommt; an Schnitten durch die Nabelblase findet er vielkernige Zellen, die er als Blutmutterzellen ansieht; ihre Kerne sind durch Fractionierung eines grösseren Kernes entstanden. Dann Bilder, welche die einzelnen Kerne innerhalb der Blutmutterzelle von einem besonderen Plasmahof umgeben zeigen. Indem der ursprüngliche Mantel des Protoplasmakörpers der Riesenzellen verloren geht, werden die eingeschlossenen Zellen frei, sie stellen die kernhaltigen embryonalen Blutkörper dar.

Diese bilden sich dann während der Cirkulation im embryonalen Körper so um, dass unter Schwund der Kernmembran der Kern sich in einen Tropfen umwandelt, in dem das Chromatin gegen „nukleoläre

Substanz" zurücktritt, während das Protoplasma dem früheren Kern im Aussehen ähnlich wird, was zu Verwechselungen bei den Autoren Veranlassung gegeben habe, die entsprechende Bilder beobachteten.

Diese Zellen werden dann allmählich kleiner und die bekannten fertigen Formen der Blutkörper entstehen nicht aus den Protoplasmakörpern, die nach Hubrechts Auffassung meist verloren gehen, sondern aus den Kernen der Zellen, welche frei werden. Die fertigen Blutkörper sind daher nicht „als Zellen zu betrachten, auch nicht als Zellen, die ihren Kern entweder durch Ausstossung oder durch Resorption verloren haben, sondern die Blutkörperchen entstammen dem ursprünglichen Kerne einer Blutmutterzelle."

Die gleichen Erscheinungen, wie er sie in der Nabelblase und in dem Embryonalkörper beobachtet hat, findet Hubrecht nun aber auch in der Placenta von Tarsius wieder. Er sieht sie hier ablaufen nicht nur in dem embryonalen Trophoblast, sondern auch in der mütterlichen Trophospongia, ja sogar in den Gefässen, die zwischen den Drüsenresten liegen, spielt der gleiche Prozess, insofern sich auch hier aus Kernbestandteilen rote, kernlose Blutkörper bilden. Eine Reihe von Figuren erläutert die Auffassung von Hubrecht. Er bezeichnet hier als Hämatogonien Gebilde, die sich von den Kernen abschnüren und aus ihnen gehen die roten Blutkörper hervor. Die so von mütterlichem und fötalem Boden gelieferten Blutkörper werden dem mütterlichen Blut beigefügt.

Die Bedeutung des Vorganges für die Ökonomie des Tieres sieht Hubrecht darin, dass die zarten und häufig graviden Weibchen von Tarsius auf diese Weise den Bedarf an roten Blutkörpern, deren sie bei der raschen Wiederkehr ihrer Gravidität besonders benötigen, leichter zu decken vermögen.

In der Placenta von Tupaja läuft die Bildung der roten Blutkörperchen unter anderen Erscheinungen ab, als bei Tarsius, aber auch hier ist der Mutterboden sowohl embryonales (Trophoblast) als mütterliches (Trophospongia) Gewebe, sowohl Epithel als Bindesubstanz und auch hier sind die roten Blutkörper Kernderivate.

Hubrecht bildet für Tupaja eigentümliche Dinge ab, die er als Kernklumpen bezeichnet und als Endergebnisse einer Kernknospung ansieht. Die einzelnen Kerne dieser Klumpen sollen sich dann unter Zunahme der nukleären gegenüber der chromatischen Substanz in rundliche Körper verwandeln, welche an Grösse und Färbbarkeit den mütterlichen, roten Blutkörpern gleichen und frei werdend in solche übergehen.

Die Blutbildung soll in den mittleren Stadien der Placentation am ausgiebigsten sein.

Bei seinen Präparaten von Erinaceus, Sorex, Talpa, Mus und Lepus hat Hubrecht bis dahin den Vorgang der Hämatopoiese, wie er ihn für Tarsius und Tupaja beschreibt, nicht zu verfolgen vermocht. Für die diffusen Placenten von Pferd, Schwein und Lemuriden stellt er ihn direkt in Abrede.

Dagegen stellt er aus der Litteratur in eingehender Weise Beobachtungen anderer Autoren zusammen, die er in seinem Sinne glaubt deuten zu können, wenn sie auch von den betreffenden Arbeitern anders aufgefasst worden sind. Eine übersichtliche Tabelle weist darauf hin, wie sich die Abbildungen derselben mit denen von Hubrecht vergleichen lassen.

Eine ganze Reihe von neuen Mitteilungen beschäftigt sich mit dem Bau von Nagerplacenten.

Seinen eingehenden Untersuchungen über die normale und pathologische Anatomie der menschlichen Placenta hat Marchand (10) neuerdings auch Mitteilungen zur vergleichenden Anatomie der Placenta folgen lassen. Seine Beobachtungen beziehen sich in erster Linie auf die Anatomie der Kaninchenplacenta.

Marchand hat eine Reihe gravider Uteri vom 8.—16. Tage der Gravidität untersucht.

Bei den jüngsten seiner Präparate findet er einen zweischichtigen Ektodermwulst, der aus einer tieferen Lage getrennter Zellen und einer oberflächlichen plasmodialen besteht. Da über letzterer die Zona sich in ihren Resten noch erhalten findet, kann diese Lage nach Marchand nur fötalen Ursprunges sein. Ausserdem sieht er Übergänge aus dem zelligen Abschnitt des Ektoderms in den plasmodialen; er beschreibt, wie einzelne der tieferen Ektodermzellen kolbig verdickt erscheinen, sich in Gruppen anordnen und über die tieferen herüber schieben. In anderen Zellgruppen gehen dann die Zellgrenzen verloren und aus Vereinigung solcher Stücke bildet sich eine das tiefere Ektoderm überlagernde Plasmodialschicht, welche im grossen und ganzen gegen das tiefere Ektoderm deutlich abgegrenzt ist.

Dies ektodermale Plasmodium verschmilzt mit dem ebenfalls syncytial gewordenen Uterus-Epithel (das auch nach der Syncyliumbildung noch Cilien erkennen lassen kann), so die erste Verbindung der Keimblase mit der Uteruswand liefernd.

Eine wesentliche Rolle bei dem Aufbau der Placenta spielt aber nach Marchand das fötale Plasmodium nicht, insofern es einmal überhaupt nicht auf den ganzen Placentarbezirk ausgebreitet erscheint, sondern sich längere Strecken finden, an denen die ektodermale Zellschicht unmittelbar

sich an das uterine Syncytium anlegt; sodann geht es an anderen Stellen frühzeitig zu Grunde oder löst sich wieder in einzelne Zellterritorien auf.

Die Bildung des fötalen Abschnittes der Placenta leitet sich vielmehr so ein, dass die Zellschicht des Ektoderms wuchert und sich mit dem jetzt noch erhaltenen uterinen Syncytium verbindet. Die Bilder, unter denen diese Vereinigung abläuft, können wechseln; die Bildung eines ektodermalen Plasmodiums als wesentlichen Bestandteiles der Placenta, wie sie Duval verlangt, ist aber nach Marchand ausgeschlossen.

Es würde hiernach Marchand auch von Duval vollkommen abweichen müssen in den Vorstellungen, die er sich von dem Aufbau der mütterlichen Gefässe innerhalb der Placenta macht, eine Frage, die Marchand mit Recht als den Kardinalpunkt der ganzen Placentarentwickelung bezeichnet.

In der Placenta von 9—10 Tagen findet Marchand mütterliches Blut einmal natürlich in der Tiefe in mütterlichen Gefässen, die ihre normale Endothel-Auskleidung besitzen; dann aber auch an der Oberfläche in Räumen, die er auf das Ektoderm zurückführt. Er nimmt an, dass sie zwischen Ektodermzellen — vielleicht zum Teil auch durch Vakuolisierung innerhalb solcher — entstehen, aber nicht in der plasmodialen, sondern in der Zellschicht. Und in diese endothellosen, oberflächlich gelegenen Räume tritt dann mütterliches Blut aus den eröffneten, tiefen, endothelhaltigen, mütterlichen Gefässen ein, sie werden in den Kreislauf einbezogen.

In der Placenta des 11. Tages sind rein ektodermale Hohlräume, in denen mütterliches Blut sich findet, nur in geringer Zahl noch vorhanden. Die grössere Menge der unter der Oberfläche gelegenen, ursprünglich ektodermalen Bluträume ist jetzt von einer fast kontinuierlichen Schicht protoplasmareicher Elemente ausgekleidet. Marchand hält es nach dem Aussehen der Übergangsstellen von tiefen in oberflächliche Gefässe für sicher, dass diese Zellen aus dem mütterlichen Gefässendothel stammen, das sich in eigentümlicher Weise umwandelt, auch in gewissem Sinne syncytial werden kann.

Maximow (s. unten) hat anscheinend die gleichen Bilder beobachtet, in denselben aber die fraglichen Zellen im fötalen Abschnitt der Gefässe für ektodermales Plasmodium gehalten, während er sie in den tieferen mütterlichen für endothelial ansieht; und Opitz erklärt dieselben für rein ektodermal.

Marchand hebt übrigens mehrfach hervor, dass es im Einzelfall auch sehr schwierig sein kann, die bekannten Glykogenzellen, welche die äusseren Gefässscheiden bilden, von den innen anliegenden Zellen zu trennen.

In der weiteren Ausbildung der Placenta dringt das lockere fötale Mesoderm mit den Allantoisgefässen in grösster Ausdehnung in die Placenta ein; an seiner Aussenfläche kann man die Reste des Ektodermes noch in Gestalt abgeplatteter Zellen finden.

Das zwischen den fötalen Teilen liegende mütterliche Gewebe ist auf schmale protoplasmatische Zellsäulen reduziert, die Marchand ihrer Entstehung nach auf das mütterliche Gefässendothel zurückführt, von dem er die Übergänge zu den Bestandteilen der Zellsäulen nachweisen kann.

Das Epithel des Uterus spielt, nach den Untersuchungen von Marchand keine Rolle bei dem Aufbau der Placenta. Es wandelt sich auch in ein Syncytium um, dasselbe wird aber von den angelagerten Ektodermzellen fast vollkommen resorbiert und bleibt nur in der Tiefe der Placenta in geringen Resten erhalten.

Die Ergebnisse der Arbeit von Marchand stehen also durchaus im Gegensatz zu den Angaben von Duval als auch — in wichtigen Beziehungen wenigstens — zu den gleich zu besprechenden von Maximow (13).

Auch dieser Autor hat eine grössere Zahl gravider Kaninchenuteri (40) untersucht vom achten Tage der Tragzeit an und schildert zunächst die Vorbereitungen der Uteruswand für die Anlage der Placenta, speziell die Veränderungen, die unter Bildung der bekannten Glykogen haltenden Zellen im Uterusbindegewebe vor sich gehen und dann den Vorgang der Anlagerung der Keimblase an die Uteruswand. Wie schwer es ist, nur in diesem Punkt einmal eine Einigung der Autoren zu erzielen (vergl. Marchand), mag daraus zu entnehmen sein, dass Maximow die Entstehung eines fötalen, ektodermalen Plasmodiums in dieser Zeit überhaupt leugnet und die Bildung desselben auf viel später verlegt. Nach ihm besteht das Ektoderm in der Anlagerungszeit aus getrennten Zellen, die sich an das Uterusepithel anlegen, welches ebenso wie die Drüsenepithelien rasch degeniert.

Wenn das Ektoderm nach Schwund des Uterusepithels die mütterlichen Gefässe erreicht, verwandeln sich die glykogenhaltenden Zellen in deren Wand in grosse, vielkernige Gebilde. In diesen glykogenhaltenden Zellen findet Maximow, ähnlich wie wir oben von Hubrecht berichtet haben, Körper, die in Form und Färbbarkeit den roten Blutkörpern gleichen, in einzelnen Fällen nach Maximow auch Blutkörper sind. An eine hämatopoetische Funktion der Placenta will aber Maximow deshalb noch nicht glauben, sondern lässt die Erklärung offen. Möglicherweise ist auch ein Teil der gefärbten Körper nicht Blut, sondern nur eine wie die roten Blutkörper sich färbende Einschlussmasse.

Erst während des Eindringens des Ektodermes in den Uterus scheiden sich auch die beiden Lagen desselben, die mit und ohne Zellgrenzen, von einander, es bilden sich Cytoblast und Plasmodiblast der belgischen und französischen Autoren.

Letzterer soll sich nur an denjenigen Stellen anlegen, wo Zotten auf die Wandungen mütterlicher Gefässe mit glykogenhaltigen Zellen stossen, während seine Bildung ausbleibt, wo die Zotten in das Bindegewebe zwischen den Gefässen einwachsen.

In dem fötalen Plasmodium entstehen dann vom 10. Tage an Hohlräume, welche sich mit mütterlichem Blut füllen und es entwickelt sich die Duvalsche Ektoplacenta, in deren ektodermale Zottenanlagen vom 10. Tage an auch die mesodermalen Achsengebilde einwachsen, welche die Allantoisgefässe führen.

In der weiter entwickelten Placenta von etwa 13 Tagen wandelt sich dieser Abschnitt dann so um, dass die ursprünglich einfachen Zotten sich vergrössern und verästeln, und dann verdünnt sich der ektodermale Zottenüberzug, bis er schliesslich atrophisch wird und die innigsten Wechselbeziehungen zwischen mütterlichem und fötalem Blut entstehen.

Abweichungen im Bau zeigen die tieferen Schichten der Placenta.

Eine schon von Duval beschriebene intermediäre Schicht trennt den ektoplacentaren Teil von der tieferen, rein mütterlichen Lage. Sie ist charakterisiert dadurch, dass Haufen von Glykogenzellen sich von ihrem Mutterboden trennen und von dem plasmodialen Teil des Ektoderms umwachsen werden; sie gehen später zu Grunde und nach der Annahme von Maximow wird ihr Glykogen zur Ernährung des Fötus verwendet.

Die unter der intermediären liegende rein mütterliche Schicht besteht bei der 15tägigen Placenta neben Detritus aus grossen, mütterlichen Bluträumen, deren Wandungen einkernige Glykogenzellen bilden.

Die Auffassung von der Natur und dem Bau der Wand der placentaren Bluträume ist aber bei Maximow eine vollkommen andere als bei Marchand, weicht auch von derjenigen von Duval ab.

Nach ihm sind die mütterlichen Bluträume der Placenta etwa von 15 Tagen an in der Tiefe und an der Oberfläche von ganz ungleichwertigen Zellenlagen ausgekleidet. Die letzteren von einem ektodermalen Plasmodium, die ersteren von einem modifiziertem Endothel. Die Grenze der beiden angeblich so verschieden gebauten Abschnitte des mütterlichen Gefässsystemes liegt in der erwähnten „Zwischenschicht“, welche zwischen den die fötalen Gefässe enthaltenen Abschnitt und den tiefen, rein mütterlichen eingeschoben ist.

Soweit die Schilderung der Placenten aus der ersten Hälfte der Gravidität. Die Veränderungen aus der letzten Zeit werden relativ kurz abgehandelt, da Maximow sich hier wesentlich an die Darstellung von Duval anschliesst.

Auch die neben der Placenta liegenden Abschnitte von Uteruswand und Keimblase hat Maximow genauer untersucht.

Für den unmittelbar an die Placenta anschliessenden Teil, die Periplacenta, schildert er ähnliche, nur graduell sich von denen der Placenta unterscheidende Veränderungen der Uteruswand, wie er sie an dem Placentarbezirk beschrieben. Für den fötalen Abschnitt das Auftreten von ektodermalen, wandernden Riesenzellen, die in die Uteruswand eindringen, dort als Phagocyten funktionieren, dann aber zum Teil selbst degenerieren.

In der Obplacenta, dem der Placenta gegenüberliegenden Abschnitt, geht zuerst das Uterusepithel ebenfalls zu Grunde, wird aber noch während der Gravidität teilweise durch neues von den Drüsen ausgehendes Epithel ersetzt.

Besondere Beachtung erfahren die grossen im Bindegewebe liegenden Zellen, die Monstrecells von Minot, welche nach Duval aus dem Bindegewebe der Schleimhaut, nach Minot aus deren Epithel entstehen. Nach Maximow bildet sich nur ein Teil derselben in dem Bindegewebe der Schleimhaut, während ein anderer aus der Muscularis, wo er entsteht, in das Bindegewebe einwächst. Später sind beide Arten von Zellen nicht mehr zu unterscheiden.

Die ersteren Zellen entstehen aus dem die Kapillaren umgebenden Bindegewebe, vielleicht zum Teil aus dem Kapillar-Endothel, und auch die in der Muskelschicht liegenden entwickeln sich in gleicher Weise. Wir müssen es uns versagen, auf die histologischen Eigentümlichkeiten der fraglichen Zellen hier einzugehen und bemerken nur, dass nach Maximow sie am 22. bis 23. Tage der Tragzeit die Höhe ihrer Entwickelung erreichen, in den letzten zwei oder drei Tagen der Gravidität dann aber ganz zu Grunde gehen. Sie werden schliesslich von Phagocyten beseitigt.

Sich ein Urteil über die physiologische Bedeutung der Zellen zu verschaffen, ist dem Autor nicht gelungen.

Auch Kossmann (9) bringt neuerdings wieder Mitteilungen über den Aufbau der Kaninchenplacenta, wesentlich die weiteren Ausführungen der Untersuchungen, über die er auf der Naturforscher-Versammlung in Braunschweig vorgetragen.

Der bis dahin erschienene Teil der Arbeit behandelt jugendliche Stadien der Placentarbildung und schliesst sich Kossmann für den Modus der Anlagerung der Keimblase an Strahl an, soweit es sich um die Auf-

fassung des vom Uterusepithel gebildeten Syncytiums handelt; er weicht nur in einer Beziehung ab, als er das Syncytium stets im Zusammenhang mit der anliegenden Uterusoberfläche bleiben lässt, während Strahl ihm eine gewisse Selbständigkeit im Wachstum zuschrieb. Kossmann hält die Bilder, welche Strahl zu dieser Annahme veranlassten für durch die Behandlung der Uteri bedingt.

In dem Syncytium findet dann auch Kossmann etwas später mütterliches Blut. Es kommt in die Lücken des Syncytiums hinein, indem das Endothel anliegender Kapillaren degeneriert und das Blut in die Gefässe, in das Syncytium extravasiert. Gegen Fränkel polemisiert Kossmann sehr lebhaft und ein Vergleich seiner Untersuchungsergebnisse, mit denen von Marchand und Maximow zeigt, dass auch hier Differenzen noch genügend vorhanden sind.

Nach den bisherigen Erfahrungen darf man wohl annehmen, dass die Diskussion in den angeregten Fragen vorläufig noch auf der Tagesordnung bleiben wird; auch Kossmann hat bereits Widerspruch durch Opitz (14) gefunden, der neben einer grösseren Zahl von Uteris des Meerschweinchens auch solche vom Kaninchen untersucht hat.

Opitz beschreibt für das Kaninchen wieder eine doppelte ektodermale Schicht während der Anlagerung des Eies an die Uteruswand, eine äussere plasmodiale und eine innere, welche sich aus getrennten Zellen aufbaut.

Nach Opitz bringt die erstere plasmodiale dann das uterine Syncytium zum Schwund und vermittelt die Anheftung des Eies an die epithelfreie Uteruswand; Opitz geht also in dieser Beziehung noch weiter als Marchand, und kommt auf Duval zurück.

Im übrigen lässt auch er in dem Plasmodium Lücken auftreten, in die sich aus arrodierten, mütterlichen Gefässen dann mütterliches Blut ergiesst. Von der fötalen Seite her dringen in das ektodermale Plasmodium ektodermale Zellsäulen ein, welche vom Mesoderm vascularisiert und später auch plasmodial werden.

Auch für das Meerschweinchen ist nach Opitz, der sich für die Frage der ersten Einbettung des Eies hier an die Auffassungen von Graf Spee anschliesst, die Grundlage für die Placenta ein fötales, ektodermales Plasmodium, welches von den mütterlichen Gefässen vascularisiert wird, und noch bei der reifen Placenta sind die fötalen Gefässe, welche aber eine eigene endotheliale Wand, besitzen, von den mütterlichen nur durch ein Plasmodium getrennt.

Mehr Übereinstimmung zwischen den Autoren als in Bezug auf die Nager lassen sich bei der Untersuchung anderer Placentarformen feststellen.

Wir nennen hier zuerst diejenigen der Chiropteren, über welche neuere Mitteilungen von van der Stricht und van Beneden vorliegen. Beide Autoren haben auf der Anatomen-Versammlung zu Tübingen über ihre Beobachtungen berichtet.

Van der Stricht (31) bezeichnet seine Mitteilung zwar als communication préliminaire; dieselbe giebt aber immerhin eine Übersicht darüber, was der Autor über die Festheftung der Fruchtblase im Uterus von Vesperugo noctula beobachtet hat, und wie er seine Präparate deutet.

Er beschreibt an der Keimblase bereits während der Furchung zwei Schichten, von denen nach seiner Meinung die äussere zum Aufbau der Placenta verwendet wird (ectoblaste placentaire), während die andere — sie wird als masse interne ou feuillet interne primitif, bezeichnet — das Ektoderm der Autoren und das Entoderm enthält.

Die beiden letzteren Blätter scheiden sich von einander, wenn innerhalb des sich furchenden Keimes die Furchungshöhle auftritt. Diese Höhle ist anfänglich von Scheidewänden durchsetzt, aus denen sich die platten Entodermzellen entwickeln, die zuerst keine geschlossene Lage bilden.

Wenn das Ei im Uterus erscheint, sondert dieser eine seröse Flüssigkeit ab, die auch rote Blutkörperchen enthalten kann und in der das Ei schwimmt. Sie ist teils Exsudat, teils Sekret.

Das Epithel, das in dem Uterus noch vorhanden ist, wenn die Fruchtblase in denselben eintritt, geht, wie van der Stricht mit van Beneden und Duval annimmt, alsdann zu Grunde.

Es atrophiert, schuppt sich ab und wird resorbiert, zuerst gegenüber dem embryonalen Pol des Eies, dann fortschreitend auf der ganzen Innenfläche des Uterus, sodass schliesslich das Ei nur mit dem Bindegewebe der Schleimhaut in Kontakt steht.

An die des Epithels beraubte Uterus-Innenfläche lagert sich die Keimblase so an, dass die Embryonalanlage antimesometral liegt.

Man kann an dem embryonalen Teil derselben dann immer noch die drei an der ganz jungen Keimblase gefundenen Lagen, den Ectoblast placentaire, den Ectoblast embryonnaire und das Entoderm unterscheiden. Die beiden ersteren werden als durchgängig scharf geschieden beschrieben und wachsen nur durch Vermehrung der Zellen in sich.

In ihrem extra-embryonalen Abschnitt besteht die Keimblase nur aus placentarem Ektoderm und Entoderm.

Der Ectoblast placentaire, der die Anlagerung des Keimes an die Innenwand des Uterus vermittelt, entspricht dem Cytoblast von van Beneden, dem Trophoblast von Hubrecht.

Man kann später an ihm, wie Nolf beschrieben, einen embryonalen und einen extraembryonalen Abschnitt unterscheiden, die einige Differenzen im Entwickelungsgang zeigen.

Im Fortgang der Entwickelung, und das ist wohl das Wesentlichste an der eigentlichen Placentarbildung, fängt nun der éctoblast placentaire an zu wuchern, verliert seine Grenze gegen die Uteruswand, wird epithelioid und dringt unter Bildung von Zellklumpen in die Tiefe, wobei er von den mütterlichen Gefässen durchsetzt wird.

Während dieser Zeit bildet sich auch eine plasmodiale Schicht, ein Plasmodiblast, der allerdings zum Teil nur geringe Stärke erreicht und — vielleicht nicht ausschliesslich — aus dem primitiven Ektoderm entsteht. Erst später wird er stärker.

In der Frage der Amnion-Bildung weichen die Untersuchungen von van der Stricht bei Vesperugo ab von dem, was Duval früher für Vesp. murinus beschrieben, bei der Duval das Auftreten eigentümlicher Lücken im placentaren Ektoderm in Zusammenhang gebracht hat mit der Entstehung des Amnion.

Van der Stricht hat ebenfalls solche Lücken im embryonalen Ektoderm in frühen Stadien beobachtet, dann aber wieder solche — ältere — in denen die Lücken fehlen, vom Amnion aber noch nichts zu bemerken ist.

Er schliesst deshalb eine Beteiligung der Lücken an der Bildung der Amnionhöhle für Vesperugo aus. Er lässt vielmehr die Amnionfalten sich auf eigentümliche Weise bilden: Eine tiefe Lage des placentaren Ektoblast, die van der Stricht hier als Cytoblast bezeichnet, schiebt sich zunächst mit einem freien Rand über den embryonalen Ektoblast herüber; dann erhebt sich von letzterem eine Zellschicht und verbindet sich mit diesem Rand und die beiden, durch ihre Formation und Färbbarkeit unterscheidbaren Lagen bilden mit einander die Amnionfalte. Der innere, das eigentliche Amnion liefernde Abschnitt derselben rührt also vom embryonalen Ektoderm her.

Der Cytoblast der äusseren Amnionfalte beteiligt sich in seinen peripheren Abschnitten schliesslich auch noch an dem Aufbau der Placenta. Damit bricht die Darstellung von van der Stricht für jetzt ab.

Die Mitteilung von van Beneden (1) bezieht sich auf Entwickelungsvorgänge zumeist von Vespertilio murinus, streift aber gelegentlich auch

eine ganze Anzahl anderer Chiropteren; das lange Jahre hindurch gesammelte Material ist ein ungemein reiches.

Die Entwickelung verläuft in ähnlichen Bahnen, wie diejenige von Vesperugo. Wir heben hervor, dass nach van Beneden das Uterusepithel beim Aufbau der Placenta nicht mitwirkt, sondern schwindet. Die Hauptrolle bei dem Aufbau der Placenta spielt eine Zellschicht, welche der Aussenwand der Keimblase entstammt und welche sich weiterhin in Plasmodiblaste und Cytoblaste differenziert. Die genaueren Vorgänge der Placentarbildung sind bereits früher von van Benedens Schüler Nolf (vergl. Ergebnisse 1897) beschrieben.

In den grossen Zügen zeigen die Berichte über die Placentarentwickelung der Chiropteren eine sehr erfreuliche Übereinstimmung.

Das gleiche können wir auch über die diffusen Placenten sagen. Hier liegt neuerdings eine Arbeit von Strahl (30) vor, der als Beitrag zu dem Reisewerk von Voeltzkow über Madagaskar und in Bearbeitung des von Voeltzkow gesammelten Materials eine Abhandlung über den Uterus gravidus von Galago agisymbanus geliefert hat. Er hat eine Reihe von Uteris und von Embryonen aus verschiedenen Stadien der Gravidität untersuchen können, von denen die jüngsten eben das Vorsprossen der Zotten auf der Aussenfläche des Chorion zeigen, die ältesten dem Ende der Tragzeit offenbar sehr nahe sind.

Im allgemeinen sind ja die Umwandelungen, welche die diffuse Placenta während ihrer Entwickelung erleidet, nicht übermässig gross, wenn man sie mit anderen komplizierteren Placentarformen vergleicht. Immerhin haben sich einige solche doch auch hier feststellen lassen.

Die gröberen Verhältnisse der Embryonalhüllen der madagassischen Lemuriden sind von Milne Edwards und namentlich von Turner untersucht und beschrieben worden; sie sind so weit bekannt, dass Strahl nach diesen Richtungen nur die Ergebnisse seiner Vorgänger bestätigen konnte: Ein Chorion, das auf dem grössten Teil seiner Oberfläche — anscheinend nach der Tierart und nach der Zeit der Gravidität etwas wechselnd — mit kurzen, stempelförmigen Zotten besetzt ist, welche in entsprechende Gruben der Uterusschleimhaut eingelagert sind; eine grosse, an der ganzen Innenfläche des Chorion sich ausbreitende Allantois; ein dem Embryo ziemlich dicht angelagertes Amnion und eine wenigstens in den mittleren Graviditätsstadien leidlich grosse Nabelblase.

Mehr liess sich über den feineren Bau ermitteln.

Wir heben hier hervor, dass nach den Untersuchungen von Strahl die Resorptionseinrichtung für den Fötus bei aller anscheinenden Einfach-

heit des Placentarbaues ziemlich differenziert sind und eine Reihe von verschiedenen Formen unterscheiden liessen, vermittelst derer dem Fötus sein Nährmaterial zugeführt wird, Formen, deren Unterscheidung insofern von einigem Wert ist, als wir wohl in der Annahme nicht fehl gehen, dass die Verschiedenheit der morphologischen Verhältnisse hier der Ausdruck auch verschiedener physiologischer Arbeitsleistung ist.

Den grössten Teil seines Nährmaterials bezieht der Fötus offenbar so, dass vom Uterusepithel abgesonderte Stoffe direkt aufgenommen werden durch dasjenige Epithel (Ektoderm), welches die Zotte auf der freien Furche überkleidet. Während der ganzen Zeit der Gravidität liegen Zottenepithel und Uterusepithel einander an und zwischen beiden kann man mit geeigneten Hülfsmitteln direkt einen Streifen nachweisen, der kaum anders zu deuten ist, denn als Sekret, als Uterinmilch, welche vom Uterusepithel abgesondert und vom Zottenepithel aufgenommen wird. Es ist auffällig, wie in alle die nicht ganz unbeträchtlichen Unebenheiten, welche die Oberfläche des Uterusepithels aufweist, entsprechende Vorsprünge oder Vertiefungen des Zottenepithels eingepasst sind; durch den Sekretstreifen werden beide zwar geschieden, aber auch dieser ist den wechselnden Formen der Oberfläche eingefügt.

In der zweiten Hälfte der Gravidität zeigt die Zotte eine besondere Eigentümlichkeit in ihrem Bau. Auf ihrer Spitze bildet sich eine Einbuchtung, Strahls Zottentrichter, und im Bereich dieses fehlt der direkte Zusammenhang zwischen Uterusepithel und Zottenoberfläche. Die Uteruswand ragt nur mit einem kleinen Epithelkegel in den Trichter hinein, ohne denselben auszufüllen.

In der Tiefe des Trichters verändern die Zottenepithelien in auffallender Weise ihre Form und sind gefüllt mit einer eigentümlichen an den Schnittpräparaten grünlichen Masse, welche Strahl als aufgenommenes Sekret ansieht. Er nimmt auf Grund seiner Schnittpräparate an, dass die Differenz der Bilder zwischen Zottentrichter und Zottenkuppe auf physiologischen Unterschieden in der Art und Weise der Aufnahme des Nährmaterials durch die verschiedenen Teile der Zotte beruhe.

Zwei andere Stellen weisen durch ihren Bau ebenfalls auf Besonderheiten in den Ernährungswegen hin; einmal eigentümlich gebaute Stellen zwischen den Basen der Zotten und dann die von Strahl (entsprechend ähnlichen Befunden bei Talpa) als Chorionblasen bezeichneten Ausbuchtungen, die als zum Teil weite und grosse Säcke von der Chorionoberfläche gegen das Innere des Chorionsackes eingestülpt sind.

Sie überbrücken sehr eigenartig gebaute kleine Felder, die Strahl nach Turner, der sie zuerst genauer beschrieb, als Turnersche Felder

bezeichnet. An diesen Stellen münden in eigenartiger Weise mit ihren Ausführungsgängen von allen Seiten gegen das Turnersche Feld laufend Gruppen von Uterindrüsen. Sie sondern ihr Sekret an der Oberfläche des von einem Ringwall umgebenen Turnerschen Feldes ab und wie ein Deckel ist die Chorionblase, an ihrer Ektodermfläche mit kleinen eigentümlichen Zotten besetzt, über das Turnersche Feld gelagert und nimmt in ihrem Inneren das Sekret auf, welches die Uterindrüsen liefern.

Es ist eine Einrichtung, welche den Eschrichtschen Areae des graviden Schweinsuterus und den von Strahl bei Talpa beschriebenen Beziehungen zwischen Chorion und Uterindrüsen entspricht.

Auf eine eigentümliche Erscheinung im Gebiete der Uterindrüsen macht übrigens Strahl auch noch aufmerksam, die ebenfalls eine Rolle bei der Ernährung des Embryo spielen wird.

Es ist für viele Placenten nachgewiesen, dass durch Vermittelung derselben Blut, welches aus den Gefässen des Uterus extravasiert, für den Fötus nutzbar gemacht wird, indem die Zerfallsprodukte der extravasierten mütterlichen roten Blutkörper von Ektodermzellen aufgenommen und resorbiert werden.

Extravasate finden sich auch in wechselnder Menge und vielfach zahlreich in der Uterusschleimhaut von Galago. Die Zerfallsprodukte liegen in Gestalt von grösseren und kleinen gelben Körnern in dem Bindegewebe der Schleimhaut. Nun beobachtete Strahl, dass die Epithelien der Drüsen, in deren Umgebung sich extravasiertes Blut findet, mehr oder minder vollgepfropft sind mit ebenfalls gelben Körnern, die vollkommen denen des Extravasates gleichen. Versuche mit Eisenreaktion gaben unter Blaufärbung der Schollen im Bindegewebe sowohl als der Körner in den Epithelzellen ein positives Resultat und Strahl nimmt an, dass die Reste der extravasierten Blutkörper von den Drüsenepithelien aufgenommen und mit zur Bildung eisenhaltigen Drüsensekretes verwendet werden.

Es würde durch eine solche Einrichtung hier das Epithel der Uterindrüsen, also mütterliches Gewebe, einen Teil der Funktionen übernehmen, die in anderen Placenten das fötale Ektoderm besorgen muss.

Unseren Betrachtungen über tierische Placenten fügen wir schliesslich noch einige kurze Bemerkungen über atypische Placentation bei Affen an, die Selenka (26) giebt, sowie die Schlussfolgerungen, die er aus seinen Beobachtungen über Affenplacenten ziehen zu können glaubt.

Bei den amerikanischen Affen wird nur eine Scheibenplacenta gebildet, während die Schwanzaffen der alten Welt zwei Placenten haben.

Diese entstehen, indem schon in frühem Keimblasenstadium die Keim-

blase in ihren rings um den Fruchthof gelegenen Teilen mit der dorsalen Uteruswand verschmilzt, eine Dorsoplacenta bildend[1]).

Einige Tage später verbindet sich die Keimblase auch ventral mit der Uteruswand und bildet eine Ventroplacenta. Zwei Haftflecke an entsprechenden Stellen der Uteruswand helfen Keimblase und Uterus vereinigen.

Bei Semnopithecus cruciger (Oldfield), einem Schwanzaffen Borneos, hat Selenka unter fünf Tieren nun zweimal die Ventroplacenta ganz vermisst und sie zweimal auffallend klein gefunden, nur einmal waren beide gleich gross.

Auch beim Javaaffen, Cercocebus cynomolgus, kann man ganz ausnahmsweise eine einfache Placenta finden, die sich aber dann als aus zweien verwachsen erweist.

Selenka teilt diesen Befund mit, will aber aus demselben keineswegs Schlüsse über verwandtschaftliche Beziehungen der Katarrhinen zu den Platyrrhinen ziehen, sondern nur den, dass die Wege der Embryonalernährung auch bei den Schwanzaffen der alten Welt noch Variationen unterworfen sind.

Er nimmt es nicht einmal für wahrscheinlich an, dass die einfache Placenta der amerikanischen Affen durch Reduktion aus einer Doppelplacenta entstanden sei.

Auch die einfach discoidale Placenta der Anthropomorphen denkt er sich nicht direkt aus der Doppelplacenta durch Reduktion ableitbar, da hier ja zeitweilig, wenn auch vorübergehend, eine Placenta diffusa gebildet werde, welche, wenn ich ihn recht verstehe, gewissermassen das Übergangsglied von der doppelten zur einfachen Placenta bilden soll.

Wenn wir an die Besprechung der Arbeiten über tierische Placenten, diejenige der Untersuchungen anschliessen, welche uns die letzten zwei Jahre über den Bau der menschlichen Placenta gebracht haben, so würde sich, wie oben erwähnt, unser Interesse zuerst den Beobachtungen von Peters und Siegenbeek van Heukelom zuwenden.

---

[1]) In dieser Art der Verschmelzung denkt Selenka sich einen Grund für Inversion der Keimblätter gegeben, da hier die Keimblasen mit der Uteruswand bereits verklebt sind, ehe es zur Ausbildung von formativen Zellen (Embryonalkörper und Amnion) kommt.

Dann bleibt zwischen den verklebten Zellen gewissermassen kein Platz mehr für die Bildung der Embryonalanlage, sondern es muss diese, wenn sie sich entwickeln soll, in die Tiefe gestülpt werden.

Die Verklebung kann mehr oder minder früh und auf mehr oder minder breiter Fläche geschehen und werden daraus verschiedene Formen der Inversion entstehen.

Nach dem, was er bei Affen gesehen, glaubt er mit Graf Spee, dass beim Menschen ein ähnlicher Vorgang zustande kommt.

Beide Autoren haben, wie bekannt, Gelegenheit gehabt, sehr junge menschliche Fruchtblasen in situ zu sehen, Peters das jüngste menschliche Ei, welches bis dahin gefunden ist.

Beide Forscher haben ihr Material in mustergültiger Weise ausgenutzt, und beide sind unabhängig von einander zu Ergebnissen gekommen, die eine Reihe von Berührungspunkten aufweisen. Beide betonen aber ausdrücklich, dass sie sich bewusst sind, eine bindende Deutung ihrer Befunde werde sich erst geben lassen, wenn schliesslich einmal Stadien der Placentarentwickelung vorliegen werden, welche noch jünger sind, als die von ihnen gefundenen.

Ferner stehen beide Autoren in der Auffassung ihrer Präparate auf einem Boden, der durch die vergleichend-anatomischen Untersuchungen von Hubrecht über Placentarentwickelung gegeben ist: sie folgen in einem Teil ihrer Terminologie direkt Hubrecht.

Endlich, können wir gleich zufügen, werden beide Forscher neben vielfacher Zustimmung zunächst auch noch manchen Widerspruch erfahren.

Das Präparat von Peters (19) ist ein Unikum insofern, als es einmal der Entwickelung der Fruchtblase nach das jüngste bekannte menschliche Objekt darstellt. Andererseits insofern, als die Fruchtkapsel, in der das Eichen liegt, gegen den Binnenraum des Uterus noch nicht vollkommen geschlossen ist, ein Zustand des Uterus, den man bis dahin beim Menschen, wenigstens in der von Peters beschriebenen Form, noch nicht zu beobachten Gelegenheit gehabt hat.

Das Ei misst im Lichten der Fruchtkapsel 1,6 : 0,8 : 0,9 mm. Peters schätzt es mit Vorbehalt auf ein Alter von 3—4 Tagen (cf. unten His). Es stammt aus einer wenige Stunden post mortem secierten Leiche, bei der, ebenso wie bei dem Präparat von Siegenbeek van Heukelom, schon die eigentümliche Konsistenz des Uterus den Verdacht auf Gravidität nahe legte.

Der Uterus wurde bei der Sektion von der Vorderseite geöffnet und auf der Hinterwand eine Stelle gefunden, von der man vermuten konnte, dass es die Fruchtkapsel sei. Dieselbe wurde ausgeschnitten und in Müllerscher Flüssigkeit fixiert.

Später wurde das ganze Stück in eine Schnittserie zerlegt; es zeigte sich dabei, dass man in der That Fruchtblase und Kapsel in toto konserviert vor sich hatte.

Wenn wir versuchen wollen, in kurzen Zügen die Ergebnisse der Beobachtungen von Peters wiederzugeben, so gehen wir in unserer Darstellung am besten aus von der Besprechung der sehr übersichtlichen Abbildung eines Schnittes mitten durch Ei und anhaftende Uteruswand, einer

Abbildung (l. c. Fig. 1), die, bei schwacher Vergrösserung gezeichnet, sofort einen vollkommenen Überblick über die topographischen und einen teilweisen wenigstens auch über die histologischen Verhältnisse giebt.

Sie zeigt einen Durchschnitt, der die kleine Fruchtblase an einer Stelle getroffen hat, die zugleich die Embryonalanlage enthält.

Das Chorion ist mit kleinen Zotten rings besetzt, welche teils solide Ektodermfortsätze darstellten, teils bereits einen Kern von fötalem Bindegewebe besitzen. Die Zwischenräume zwischen den Zotten bis vielfach zu deren Basis hin werden ausgefüllt von grossen Lakunen mütterlichen Blutes. Peters fasst, wie wir hier gleich bemerken, die ganze Zottenregion als eine gewaltige Ektoblastschale auf, welche die Aussenfläche des Eies bildet und ein dicker Ektoblast ist unzweifelhaft vorhanden. An vielen Stellen ist aber diese Ektoblastschale an ihrer Aussenfläche so aufgelockert und so innig mit dem mütterlichen Gewebe verbunden, dass es schwer hält oder unmöglich ist, eine scharfe Abgrenzung der fötalen gegen die mütterlichen Zellen festzustellen.

Was die letzteren anlangt, so ist es jedenfalls von Wichtigkeit, festzustellen, dass ein Uterusepithel in unveränderter Form innerhalb der Fruchtkapsel gegenüber den Zottenspitzen nirgends vorhanden ist; in den in der Tiefe liegenden Drüsendurchschnitten ist das Epithel dagegen gut nachweisbar.

Sehr eigenartig gestalten sich die Bauverhältnisse gegen die freie Fläche der Uterinschleimhaut hin. Hier schiebt sich von den Seiten her eine Schicht von Uterusgewebe über den Gegenpol des Eies vor, die sich gegen den letzteren allmählich zuschärft, ihn aber in seinen mittleren Abschnitten nicht erreicht, das Ei nicht vollkommen deckt.

Dieser Keil — der Durchschnitt also eines sich medianwärts gegen den Eipol zuschärfenden Ringes der Uterusschleimhaut — ist an seiner uterinen Fläche mit einem wohl erhaltenen Epithel überkleidet. Aus dem Ring, die Ränder desselben überdeckend, ragt in die Uterinhöhle hinein ein Klumpen von Blut und Fibrin, den Peters als „Gewebspilz" (Bonnet neuerdings wohl zweckmässiger als „Schlusscoagulum") bezeichnet, und der nach ihm eine wichtige Rolle bei dem Abschluss der Fruchtkammer spielt, diese in der von der Uterusschleimhaut gelassenen Lücke gegen die Uterinhöhle abschliesst[1]).

[1]) Peters wirft gelegentlich die Frage auf, ob die Blutextravasate, die man im Uterus der Raubtiere beobachtet, mit dem verglichen werden können, was er an seinem Präparat als Gewebspilz, als letzten Verschluss der Capsularis gegen die Uterinhöhle hin, bezeichnet. Die Lage und die Umgestaltungen der Extravasate während der Gravidität, die wir bei jenen Tieren beobachten, schliessen das vollkommen aus.

Das ist in kurzen Zügen der Befund am Schnittbild. Wie soll man ihn sich entstanden denken?

Peters nimmt an, dass das Ei sich an einer Stelle der Uteruswand festsetzt und an dieser so in die Tiefe dringt, dass vor ihm — was Peters übrigens selbst für hypothetisch erklärt — kein Uterusepithel liegt, sondern dass es sich frei in das Gewebe der Decidua basalis hineinschiebt; die Lücke, die hinter dem Ei gegen die Uterinhöhle hin bleibt, wird durch den Blutpfropf geschlossen.

In der Decidua rückt dann das sich rasch vergrössernde Ei in die Tiefe und hinter ihm schieben sich die Ränder der „Einbruchspforte“ zusammen, schnüren den Blutpfropf gegen die Uterinhöhle ab und bilden die Decidua capsularis. Diese erhebt sich somit nicht als Wall, sondern schiebt sich zunächst nur centralwärts gegen die Einbruchspforte in dem Niveau der Uterusinnenfläche fort.

Während dieser Zeit wuchert das Ektoderm des Chorion, das Peters nach Hubrecht als Trophoblast bezeichnet; es arrodiert die ebenfalls vergrösserten mütterlichen Gebilde und deren Blut tritt frei in die Lücken, die sich zwischen den vorwachsenden Teilen des Ektodermes bilden, zwischen denen dann das mütterliche Blut cirkuliert. So die Auffassung von Peters. Man darf sich nicht verhehlen — und Peters selbst giebt das direkt an — dass sie eben auch, wie die früheren anderer Autoren, bis zu einem gewissen Grade in der Luft schwebt. Die jüngeren Stadien fehlen. Ausserdem ist auch bei diesem Objekt ein Hindernis nicht vollkommen überwunden: Die Scheidung mütterlicher und fötaler Zellen ist stellenweise schwierig, wenn nicht unmöglich. Auch Peters muss, wie mancher der früheren Autoren, hier und da sagen, dass er mütterliche und fötale Zellen nicht unterscheiden kann; muss sagen, dass (pag. 34, 35) er an einer Stelle seines Präparates lange Zeit darüber im Zweifel war, ob er an derselben in dem Pilzstiel mütterliche Epithelien vor sich habe oder nicht. Und wenn er angiebt, dass er dann durch längeres Studium der lückenlosen Serie die Überzeugung gewonnen habe, jene Zellen seien syncytial gewordene ektodermale Elemente, so ist das doch dann eben auch nur eine subjektive Annahme.

Peters folgt in seiner weiteren Darstellung der Hubrechtschen Terminologie und bezeichnet das Chorionektoderm als Trophoblast. Dieses weist in seinen Zellen mannigfache Formverschiedenheiten auf, von kleinen in der Tiefe liegenden bis zu sehr grossen Formen an der Oberfläche; das, was man von denselben hier beobachtet, wird als teilweise Vorstufe des späteren Syncytiums betrachtet.

Auch das zwischen den Trophoblastzellen cirkulierende mütterliche Blut soll übrigens ebenfalls zur Bildung des Syncytiums beitragen, wenn ich recht verstehe, indem seine Elemente, rote und farblose, zerfallen und in dem Protoplasma des Syncytiums aufgehen; es würde dann aber doch nur, wie vielfach sonst in Placenten, ein Nährmaterial sein, das nur indirekt für den Aufbau des Syncytiums in Frage käme.

Die dünnen syncytialen Auskleidungen der zwischen den Zotten gelègenen Blutlakunen, die vielfach ganz aussehen wie Endothelzellen, werden für ektoblastisch erklärt.

Peters behandelt dann weiter die Art und Weise, wie sich mütterliche und fötale Teile mit einander verbinden und stellt in Übereinstimmung mit Merttens fest, dass in der unmittelbaren Umgebung des Eies eine durch Anordnung und Färbbarkeit der Zellen charakterisierte besondere Schicht mütterlichen Gewebes vorkommt, die er, wie Merttens, dem vergleicht, was Strahl als Umlagerungszone bei der Raubtierplacenta bezeichnet hat.

Als „das histologische Charakteristikon dieser Zone“ giebt er die ödematöse Durchtränkung an (was aber histologisch allerdings etwas anderes wäre als die Umlagerungszone der Raubtierplacenta, mit der die menschliche wohl auch nur insofern übereinstimmt, als bei beiden Formen eben den Zottenspitzen gegenüber eine lebhafte Verschiebung der Gewebselemente stattfindet), mit der zugleich eine Durchtränkung der Gewebe mit Blutelementen verbunden ist.

Gerade diese Umlagerungszone ist es dann, die in der Beurteilung des histologischen Wertes ihrer Elemente ganz ausserordentliche Schwierigkeiten macht (was übrigens auch bei den immerhin noch leichter verständlichen Raubtieruteris ebenso der Fall ist) und da andererseits gerade ihre Beurteilung wieder für manche Auffassung von Bedeutung ist, so möchten wir hier Peters kurz selbst reden lassen:

„Dort, wo sich der Trophoblast,“ sagt er pag. 53 u. 54, „mittelst unregelmässiger Sprossen und Züge mit dem mütterlichen Gewebe verfilzt und stellenweise die Umlagerungszone durchbricht, dort sind häufig fötale und mütterliche Zellen in einem solchen Gewirre durcheinandergeworfen, dass es oft mit den grössten Schwierigkeiten verbunden ist, sich daselbst zu orientieren. Dieses Gewirre von gequollenen mütterlichen Bindegewebszellen, fötalen, teilweise syncytial gewordenen Ektoblastzellen und zwischengestreuten ausgetretenen Blutzellen, von in Neubildung und in Zerfall begriffenen Endothelröhren, von der Degeneration verfallenen Drüsenresten, verwirrt anfangs den Blick des Beschauers und es hat monatelangen Studiums gekostet, bis ich selbst einigermassen orientiert war.“

Mir scheint auch aus dieser Darstellung hervorzugehen, dass trotz aller Vorsicht hier doch das subjektive Moment vorläufig noch nicht ausschaltbar ist, da eben die bislang vorliegenden Bilder nicht vollkommen eindeutig sind.

Über die Anordnung der zahlreichen und voluminösen Blutgefässe, namentlich über die Beziehungen derselben zu den Blutlakunen zwischen den Zotten hat Peters aus seinem Präparat keinen endgültigen Aufschluss bekommen.

Er findet vielfach Bluträume, welche zum Teil noch von Endothel ausgekleidet sind, eiwärts aber eine Endothelwand nicht aufweisen, andererseits Erscheinungen der Rückbildung an Endothelien.

Sodann mit Endothel ausgekleidete mütterliche Bluträume, deren Endothelwand an einzelnen Stellen Lücken besitzt, die in endothellose Blutlakunen zwischen Ektodermzellen und Zotten hineinführen, übrigens Bilder, wie man sie ähnlich auch in gewissen Tier- (Nager-) Placenten finden kann. Peters stellt sich vor, dass durch den Gefässinnendruck die Gefässwand durchbrochen wird und dann das mütterliche Blut frei zwischen die Ektoblastzotten sich ergiessen kann. An einzelnen Stellen sind die mütterlichen Gefässbahnen so erweitert und von Zotten durchsetzt, dass man bereits von einem intervillösen Raum reden kann.

Die Vergrösserung dieses denkt Peters sich so, dass eine relative Reduktion des Ektoblast eintritt, indem an einer Seite (innen) der Ektoblast durch die Mesodermzellen ausgehöhlt an der Aussenseite durch das mütterliche Blut arrodiert wird, beides so lange, bis schliesslich von ihm nur die epitheliale Decke der Zotte übrig bleibt.

Diesen Vorstellungen würde es entsprechen, dass man später als serotinale Begrenzung des intervillösen Raumes noch Ektodermzellen, Syncytium, andererseits in der Nähe der mütterlichen Gefässe Endothel fände.

Was die Natur des intervillösen Raumes anlangt, so hält ihn Peters für zum kleineren Teil aus erweiterten mütterlichen Blutbahnen entstanden; zum grösseren soll er von fötalem Gewebe begrenzt werden und Peters nennt ihn hiernach einen „fötal-vaskulären Raum“.

Im Zusammenhang mit dieser seiner Vorstellung von der Entstehung des intervillösen Raumes kann sich Peters auch nicht vorstellen, dass das menschliche Ei in dem Augenblick seiner Anlagerung an die Uteruswand bereits mit Zotten bedeckt sei; er denkt sich vielmehr aussen eine dicke unregelmässige Ektoblastlage, aus der durch Einbruch des mütter-

lichen Blutes und Bildung der Blutlakunen die Zotten erst gewissermassen geformt werden[1]).

Von den Uterindrüsen bemerkt Peters, dass sie in der Umgebung des Eies vielfach mit Blut gefüllt und in ihren Epithelien in Degeneration begriffen seien; in Lücken derselben wuchern Trophoblast und Syncytium ein.

Das Syncytium findet eine sehr ausgiebige Berücksichtigung.

Peters nimmt an, dass es fötaler Natur sei und begründet diese seine Ansicht in erster Linie damit, dass er direkte Übergänge zwischen Ektoblastzellen und Syncytium nachweisen könne (cf. Marchand).

In der weiteren Darlegung seiner Anschauung führt er zuerst an, dass eine Entstehung aus Epithel des Uterus unmöglich sei; denn es fällt „durch den von uns erbrachten Einbettungsmodus des Eichens die Bekleidung desselben mit Uterusepithel hinweg" (wozu wir doch bemerken müssen, dass der Einbettungsmodus nicht beobachtet, sondern erschlossen ist).

Aus Endothel der mütterlichen Gefässe kann das Syncytium auch nicht entstehen, da neben anderen Gründen hiergegen spreche, dass man an diesem nur regressive und keine progressiven Veränderungen finde. Ausserdem sähe man unter noch erhaltenem Endothel die Syncytiallage an einigen Stellen als besondere Schicht.

Auch ein Ursprung aus Deciduazellen sei für das vorliegende Präparat auszuschliessen und so bleibe per exclusionem schliesslich nur die Annahme der Entstehung aus fötalen Zellen übrig.

Die Keimanlage ist die jüngste bisher bekannte. Sie hat nach den Schnitten eine Länge von 190 μ.

Die kleine Embryonalanlage ist dreiblätterig und besitzt einen vollkommen geschlossenen, wenn auch kleinen Amnionsack; an ihrer unteren Seite hängt ein ebenfalls ausserordentlich kleiner Dottersack.

Beide sind eingeschlossen in ein Chorion, dessen dicke Ektodermlage an der Innenseite von einer starken Hautplatte ausgekleidet ist. Ein besonderer Haftstrang an dem hinteren Embryonalende ist nicht nachweisbar, „weil fast das ganze Embryonalgebilde noch wie in eine Verdickung des Chorionmesoderms eingebettet erscheint".

Nach der jetzigen Auffassung von Peters, die sich auf die kontrollierenden Untersuchungen von Graf Spee stützt, ist die Embryonalanlage im grossen und ganzen als normal anzusehen.

Das wäre in kurzem der Inhalt der Petersschen Arbeit, soweit es sich bei derselben um die eigenen Untersuchungen von Peters handelt.

---

[1]) Es ist das eine Anschauung, die van Beneden bereits im Jahre 1887 in einem Brief an Duval geäussert hat.



Wir möchten unsere Besprechung derselben nicht abschliessen, ohne die hervorragende Ausstattung derselben, namentlich in Bezug auf die ausgezeichnet übersichtlichen und technisch vollendeten Abbildungen besonders hervorzuheben.

Das Präparat von Peters hat auch Graf Spee (28) durchzuarbeiten Gelegenheit gehabt und auf Grund dieses wie eigener Objekte nimmt auch er an, dass die menschliche Fruchtblase ähnlich, wie er das früher für das Ei von Cavia beschrieben hat, nach seinem Eintritt in den Uterus das Epithel durchbricht und dass der Hohlraum der Fruchtkapsel somit im mütterlichen Bindegewebe sich bilde.

Damit erkläre sich, dass die Capsularis nur an ihrer der Uterushöhle zugekehrten Seite und nicht an der die Fruchtkapsel auskleidenden Epithel trage (cf. Ruge, His). Dieser Epithelüberzug finde sich ausserdem nur an dem der Vera anschliessenden Abschnitt der Capsularis. Die Kuppe derselben besitzt bei jugendlichen Objekten weder einen Epithelüberzug gegen die Uterushöhle noch eine Unterlage von eigentlichem Uterusbindegewebe, sondern wird von einem Gemisch von Blut, fibrinösen Massen, Leukocyten und spärlichen Bindegewebszellen geliefert. Es wäre das gewissermassen die Füllmasse für die Lücke, durch welche hindurch das Ei von der Uterinhöhle in das Uterusbindegewebe gewandert ist.

Zu Ergebnissen, welche, wie oben erwähnt, in vieler Beziehung mit denen von Peters übereinstimmen, ist Siegenbeek van Heukelom durch Untersuchung eines ebenfalls sehr jungen menschlichen Uterus gravidus gekommen.

Der Autor hat sein Präparat in einer 14 Stunden post mortem secierten Leiche gefunden.

Der Uterus wurde in toto in Formol konserviert und erst nach der Alkohol-Härtung eröffnet.

Die Fruchtblase lag in einer geschlossenen Decidualkapsel, die als kleiner Wulst in das Innere des Uterus hineinragte. Sie wurde mitsamt Uteruswand und Kapsel in Celloidin eingebettet und in Serienschnitte zerlegt.

Die Untersuchung zeigte, dass sie einen Riss gehabt hatte und zusammengefallen war. Siegenbeek schätzt die ursprüngliche Grösse auf 4,5 : 5,5 mm; er nimmt an, dass sie etwa ein Zwischenstadium zwischen den beiden jungen von Leopold beschriebenen Objekten darstellt, die dieser auf 7 bis 8 und auf 14 Tage alt schätzte. Eine genaue Altersbestimmung war nicht möglich.

Von den Abbildungen giebt eine bei Lupenvergrösserung eine Übersicht über die kleine Fruchtblase und ihre Beziehung zur Uteruswand.

Sie zeigt die (eingerissene und deshalb abgeplattete) Fruchtblase, die mit kleinen Zotten rings besetzt ist und giebt ein sehr anschauliches Bild von den Beziehungen derselben zur Decidua basalis. Letztere zeigt ausserordentlich stark erweiterte Drüsen, die sich am Rande derselben in die Capsularis fortsetzen, welche schliesslich als dünne Hülle die Fruchtkapsel gegen die Uterushöhle abschliesst.

Das Präparat ist wie gesagt älter, als das Ovulum von Peters und ebenso, wie dieser, betont Siegenbeek van Heukelom, dass es über die frühesten Entwickelungsvorgänge keinen Aufschluss giebt. Wenn er sich also ein Bild über den Anlagerungsvorgang im ganzen machen will, so muss er eben, wie die Autoren vor ihm von einer hypothetischen Grundlage ausgehen, welche aber auch für ihn nur derjenige Weg sein soll, auf welchem sich heute seine Präparate am besten erklären, und den er aufzugeben bereit ist, sobald er durch neue Präparate eines besseren belehrt wird.

Nach Besprechung seiner Schnittpräparate giebt er eine Übersicht darüber, wie er sich die Festsetzung des Eies auf Grund derselben glaubt vorstellen zu müssen. Nach ihm wird das Ei in die Uterusschleimhaut durch Faltenbildung eingeschlossen in einer Zeit, in der es selbst noch keine Zotten besitzt. Wo es sich anlagert verliert der Uterus alsbald sein Epithel.

Es schliesst sich dann die Ektodermschicht der Keimblase, der Trophoblast nach Hubrecht, unmittelbar an das Uterusbindegewebe und beginnt nun lebhaft zu wuchern. So bildet sich endlich eine dicke Trophoblastschale in der Peripherie der Fruchtblase und gegen diese Trophoblastschale wachsen die erweiterten mütterlichen Kapillaren an, öffnen sich und ergiessen Blut zwischen die Trophoblastzellen. Dadurch bilden sich Lücken — Blutlakunen — in dem Trophoblast und diese Lücken vergrössern sich allmählich so, dass ein Teil der Trophoblastzellen nur noch als Zellsäulen zwischen mütterlichen Blutmassen erscheint. Stellen wir uns vor, dass in diese Säulen von der Seite der Fruchtblase aus Mesodermzellen mit fötalen Gefässen einwachsen, so haben wir damit das Bild der ersten Zotten.

Diese würden somit also auch nach der Annahme von Siegenbeek van Heukelom nicht als Sprossen auf der Oberfläche eines dünnen Chorion entstehen, sondern durch Differenzierung einer dicken Ektodermmasse.

Der Vorgang der Differenzierung beginnt auf dem der Basalis anliegenden Abschnitt des Eies, um am Capsularispol zu enden.

Die beiden bekannten Zellenlagen am Chorion und auf den Zotten findet auch er; die Langhanssche ist nach seiner Meinung das Chorion-

ektoderm, die Herkunft des Syncytium muss er unentschieden lassen. Doch vermisst er (im Gegensatz zu Peters, Marchand, Spuler) Übergänge zwischen Syncytium und Zellschicht. Die Zellsäulen der Autoren sind Ektodermbalken, die aus der Trophoblastschale differenziert sind, aber noch keinen Mesodermkern haben. Auch jetzt verbinden sich die Zotten und Ektodermsäulen an ihren Spitzen noch zu einer Ektodermplatte, welche allerdings an ihren verschiedenen Abschnitten verschieden dick ist. Löcher, die sie aufweist, grenzen unmittelbar an die Decidua, und hier finden sich die Mündungen der mütterlichen Blutgefässe.

Der intervillöse Raum ist nach der Annahme von Siegenbeck van Heukelom ein rein ektodermaler und zwischen den Ektodermzellen desselben kreist das mütterliche Blut.

Der Autor steht also in der vergleichend-anatomischen Auffassung seines Objektes — und er hebt das selbst mehrfach hervor — ganz auf dem Standpunkt, den Hubrecht einnimmt und betont die Übereinstimmung seiner Untersuchungsergebnisse mit dem, was Hubrecht früher für die Entwickelung der Placenta des Igels beschrieben hat. Auch mit einer Reihe von anderen Autoren, die, wie bekannt, Ähnliches für tierische Placenten beschrieben haben, würde er sich im Einklang befinden.

Durchaus nicht in Übereinstimmung mit den eben entwickelten Anschauungen befindet sich C. Ruge (22), der eine der Heukelomschen an Grösse gleichkommende Fruchtblase und eine andere kleinere untersucht hat. Beide sind abortiv ausgestossen, aber so, dass der ganze Decidualwulst erhalten war. Nur das erstere der beiden Präparate ist bislang auf Schnitten durchgearbeitet.

An diesem findet nun Ruge eine weitaus geringere Entwickelung der Uterindrüsen als Siegenbeek van Heukelom und er hält sein Präparat für normaler als jenes. Er nimmt an, dass die Schleimhaut in dem Fall Heukelom bereits glandulär geändert war, als sich die Fruchtblase auf derselben festsetzte.

Ebenso glaubt er, dass die Ektodermschale an der Heukelomschen Fruchtblase nicht den normalen Verhältnissen entspreche, sondern unter dem von der hypertrophischen Schleimhaut gesetzten Reiz sich erst in dem ausserordentlichen Grade entwickelt habe, wie sie sich an jenem Präparat findet.

Diesen Anschauungen entsprechend kann auch Ruge die Heukelomsche Ansicht über die Entwickelung der Zotten und die Entstehung des intervillösen Raumes nicht annehmen. Er glaubt, dass die Zotten als isolierte kleine Knöpfe entstehen und sich in ihren Spitzen mit dem gegenüberliegenden Teil der Uteruswand verbinden.

Zwischen der Aussenfläche des Chorion und der Innenfläche der Uteruswand bildet sich der intervillöse Raum, der von den Zotten durchsetzt wird und seine Tiefe nimmt im gleichen Masse zu, als die Chorionzotten an Länge wachsen und die Chorionfläche sich damit von der Uterusoberfläche entfernen muss. Der gleichen Ansicht über die Entstehung des intervillösen Raumes ist übrigens auch Paladino.

Das Uterusepithel nimmt nach Ruge an dem Aufbau der Placenta keinen Anteil, wohl aber findet es sich auf Strecken innerhalb der Fruchtkapsel, in die auch Drüsen — auch an der Innenseite der Capsularis — münden. Das Innere der Fruchtkapsel kommuniziert vermittelst eines schmalen, die Capsularis durchsetzenden Ganges mit der Uterinhöhle.

Das Syncytium ist nach Ruge ektodermaler Natur. Syncytiale Bildungen finden sich in weiter Verbreitung auch zwischen den Muskeln und in den Gefässen, wohin sie durch Wanderung gelangt sein können; letzterer Umstand sei für die Auffassung von der Entstehung des malignen Deciduoms von Bedeutung.

Dass der intervillöse Raum normalerweise stets mit Blut gefüllt sein müsse, glaubte Ruge nicht; der Fötus könne auch ohne dies genügend Nährmaterial bekommen.

In einer späteren Replik auf einen Artikel von Peters und noch mehr in der Diskussion nach einem Vortrag von Opitz nähert sich übrigens Ruge (23) in seinen Anschauungen wieder mehr denen von Peters; seine Stadien fasst er als Fortsetzung der Petersschen auf.

Einen Übergang von Zellschicht zu Syncytium beschreibt Spuler (29) unter Zustimmung von Ruge für die Blasenmole; dasselbe ist nach Präparaten eines Uterus gravidus vom 5. Monat Opitz anzunehmen geneigt, während Kossmann an der epithelialen Natur desselben festhalten will.

Auch nach D'Erdsia spielt das Uterusepithel eine Rolle, indem es sich in ein mit Blut benetztes Balkengerüst (Blutlückengewebe) umwandelt, während nach Blacher (2) die Placenta ein aus dem Kapillarnetz der Uterusschleimhaut entwickeltes kavernöses Gewebe ist.

Eine menschliche Fruchtblase mit jungem Embryo hat auch His (6) neuerdings in situ zu beobachten Gelegenheit gehabt, allerdings aber nicht in situ konserviert, sondern der Fruchtkapsel entnommen. Der Embryo war beträchtlich grösser, als in den Fällen Peters und Siegenbeek van Heukelom, er besass bereits eine grösste Länge von 3,1 mm.

Die Trägerin des Uterus hatte 14 Tage vor dem Tode vergeblich auf den Wiedereintritt der Menses gewartet.

Im Anschluss an diesen Punkt erörtert His zuerst die Frage nach dem vermutlichen Alter jugendlicher, menschlicher Embryonen mit be-

sonderer Berücksichtigung seiner eigenen und namentlich der neueren Beobachtungen anderer Autoren.

Er kommt dabei zu dem Schluss, dass die Daten über das Alter der bisher bekannten menschlichen Früchte unrichtig seien, soweit dieselben auf acht oder gar auf 2—3 Tage herunter gehen. Seiner Ansicht nach liegen alle diese jungen Fruchtblasen im Alter nur um Tage auseinander, sie müssten gravitieren um 14 Tage mit einem Ab- und Zuschlag von 2 - 3 Tagen, also zwischen 12 und 17 Tagen.

His hat, wie gesagt, den Uterus vor der Konservierung eröffnet und die Fruchtblase aus der Decidualkapsel herausgenommen. Der Uterus wurde dann längere Zeit in Müllerscher Flüssigkeit fixiert und später auf Schnitten untersucht.

Der Autor schildert nach diesen den Bau der Decidua vera mit ihrer kompakten und ampullären, sowie einer unter letzterer gelegenen Grenzschicht. Das Drüsenepithel ist überall, das Oberflächenepithel auf grosse Strecken noch nachweisbar.

Der Boden der Fruchtkapsel misst etwa 10 mm im grössten Durchmesser und liegt an niveau der übrigen Schleimhaut.

Auf seiner Oberfläche, und das scheint mir das Auffälligste der Mitteilung von His, findet er eine Epithellage und ebenso beschreibt er Drüsen in grosser Zahl — etwa 12—15 auf einen Durchmesser — die auf dem Basalfelde ausmünden.

Auch bei einem Abortivei, das eine Fruchtblase von 6 mm Durchmesser enthielt, beschreibt er, wenn auch mit Reserve, wenigstens Andeutungen von Epithel innerhalb der Fruchtkapsel.

His nimmt an, dass sich die Fruchtkapsel als ringförmige Schwellung der Schleimhaut bildet, deren Ränder sich durch Verwachsung schliessen, und dass also der Hohlraum der Fruchtkapsel ein durch Schleimhautfaltung abgeschnürter Teil der Uterushöhle ist, der erst nachträglich das ihm ursprünglich zukommende Epithel einbüsst.

Von anderen neueren Untersuchungen über menschliche Fruchtblasen sei eine Mitteilung von Paladino (15, 16, 17) erwähnt, der ein in Müllerscher Flüssigkeit fixiertes Abortivei, dessen Alter er auf 13—14 Tage schätzt und einen wegen Myom exstirpierten und frisch in Formol konservierten Uterus gravidus der dritten bis vierten Woche untersucht hat.

Auch Paladino findet die Bekleidung der Zotte mit Syncytium und Langhansscher Schicht. In letzterer Mitosen in verschiedenen Stadien, in dem Syncytium amitotische Kernvermehrung und hier und da einen Bürstensaum an der freien Fläche desselben.

Paladino stellt sich auf die Seite derjenigen Autoren, welche annehmen, dass das Uterusepithel zu Grunde geht und demnach nichts zur Bildung des Syncytiums beiträgt. Die Drüsen, welche sich erweitern, deformieren, zum Teil ihr degeneriertes Epithel verlieren, büssen ihren Eicharakter als Sekretionsorgane ein. Die Uterusschleimhaut wird vielmehr umgewandelt in ein hämatogenes und angioblastisches Organ, da er in ihr Anhäufungen von lymphoiden Zellen, sowie kernhaltige, rote Blutkörperchen sowohl in der Tiefe, als auf der chorialen Fläche beobachtet. Einen Teil der Deciduazellen führt er dabei ihrem Ursprung nach auf lymphoide Zellen zurück.

Unter diesen Umständen sei nach der Annahme von Paladino es ausgeschlossen, dass das Syncytium vom Uterusepithel stammt.

Über die Verteilung der Riesenzellen macht Paladino ähnliche Angaben wie Ruge. Ausserdem beschreibt und bildet er ab ein höchst eigentümliches Decidualseptum, das einen von ihm untersuchten Uterus gravidus durchsetzt und für seine Beurteilung wohl weitere Untersuchungen erfordert.

Bei einer jugendlichen durch Curettement gewonnenen und frisch in Flemmingscher Lösung fixierten Fruchtblase, die erbsen- oder kleinbohnengross war, findet Marchand (11) Erscheinungen, die für einen genetischen Zusammenhang von Syncytium und Langhansscher Zellschicht sprechen, wie ihn Kastschenko früher angenommen hat, während er gelegentlich anderer Mitteilungen über das maligne Chorionepithel für die ektodermale Herkunft der Zellschicht eintritt.

Seinen oben erwähnten Mitteilungen über tierische Placenten hat Opitz solche über die menschliche angefügt und auf Grund der Ergebnisse derselben hat er den Versuch gemacht, die Nagerplacenten in Einklang zu bringen mit seinen Vorstellungen über den Aufbau der menschlichen Placenta. Die letzteren beruhen teils auf dem Studium zahlreicher eigener Präparate, teils stützen sie sich, was die ersten Entwickelungsvorgänge anlangt, auf die Mitteilungen von Peters, denen Opitz sich anschliesst.

Nach der Meinung von Opitz stimmen bei allen sonstigen Unterschieden die Placenten des Kaninchens, des Meerschweinchens und des Menschen darin überein, dass früher oder später die Ektodermfläche des Eies mit dem Bindegewebe der Uterusschleimhaut in Berührung komme. In letzterem träte eine besondere Entwickelung der mütterlichen Gefässe ein, während das Mesoderm die fötalen in das Ektoderm sendet. Die Übereinstimmung der drei Formen soll dann, wie durch Schemata erläutert wird, darin bestehen, dass schliesslich zwischen dem mütterlichen Blut und dem fötalen gefässhaltigen Mesoderm nur eine Lage ektodermalen Syncytiums

eingeschoben ist, während die scheinbar so grossen Unterschiede darauf zurückzuführen seien, dass beim Kaninchen und Meerschwein die Sprossen von Ektoderm und Mesoderm, d. h. die Zotten, mit einander in Verbindung treten, während sie beim Menschen stets getrennt bleiben.

Betreffs der Anschauungen von Opitz über die Rückbildung des intervillösen Raumes in dem Bereich des Chorion laeve und der Capsularis, sowie über die Modifikationen des Placentarrandes der menschlichen Placenten während der Gravidität müssen wir auf das Original verweisen.

Auf die zum Teil sehr interessanten Beobachtungen von Uterus und Frucht bei ektopischer Gravidität genauer einzugehen, wollen wir uns versagen, trotzdem auch sie bei kritischer und vorsichtiger Verwendung mancherlei Aufschluss geben.

Ganz kurz und mehr gelegentlich und in Hinblick auf einzelne unserer oben gegebenen Darlegungen, sei auf eine Beobachtung von M. B. Schmidt (24) hingewiesen, der die Uterusschleimhaut einer Frau untersucht hat, bei welcher eine Tubo-Ovarialschwangerschaft erst im sechsten Monat geborsten war. Er findet an einzelnen Stellen der stark verdickten Uterinschleimhaut in den Drüsenepithelien eine echte Syncytialbildung. Er sieht aber hieraus mit Recht nur bewiesen die Möglichkeit der Syncytialbildung aus dem Epithel der Uterindrüsen, nicht aber, dass nun auch das Syncytium der Zotten epithelialen Ursprunges sein müsse. Nach Uutersuchungen puerperaler Uteri nimmt er vielmehr an, dass syncytiale Massen sich auf mehrfachen Wegen, auch aus Endothel, bilden können.

Was haben die Arbeiten der letzten zwei Jahre auf dem Gebiete der Placentar-Anatomie gefördert?

Als Hauptergebnis betrachten wir die immerhin beträchtliche Zahl neuer Beobachtungen, welche über die menschliche wie tierische Placentation mitgeteilt sind, Beobachungen, die als solche — mag die heutige Deutung derselben sich dauernd als richtig erweisen oder später durch andere ersetzt werden — auf alle Fälle als wesentliche Fortschritte in der Erkenntnis erscheinen. Sie hier noch einmal aufzuzählen, erscheint unnötig.

Dass wir dagegen in der Ausgleichung der vorhandenen Differenzen wesentlich weiter gekommen seien, kann eigentlich auch der Optimist nicht gerade behaupten; wir dürfen uns nicht verhehlen, dass wir mit unserer gesamten Placentarlehre im grössten Widerstreit der Meinungen uns befinden. Das kann uns aber schliesslich für heute nur die Anregung zu weiterer Thätigkeit sein.

Mit fast jeder neuen Untersuchung spitzen sich doch einzelne der Fragen wenigstens zu und wenn für manche derselben eine Förderung oder Lösung auch bis zum gewissen Grade von Zufälligkeit abhängig bleibt, und dem entsprechend vielleicht einer ferneren Zukunft überlassen werden muss, lassen sich doch andere, günstigere, auch ohne solche Hülfe in zielbewusster und systematischer Thätigkeit voran bringen, und dafür zu sorgen ist die dankenswerte Aufgabe der nächsen Zeit.

V.

Ontogenese und Phylogenese des schallleitenden Apparates bei den Wirbeltieren.

Von

E. Gaupp, Freiburg i. Br.

Mit 30 Figuren im Text.

Litteratur.

Die Arbeiten sind alphabetisch geordnet. Die Zahlen vor den Autor-Namen bedeuten das Jahr der Arbeit. Vor derselben ist „18“ zu ergänzen.

83. Albrecht, P., Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire, du cartilage de Meckel et des osselets de l'ouïe avec essai de prouver que l'écaille du temporal des mammifères est composée primitivement d'un squamosal et d'un quadratum. Bruxelles.

84. Derselbe, Sur la valeur morphologique de la trompe d'Eustache et les dérivés de l'arc palatin, de l'arc mandibulaire et de l'arc hyoïdien des Vertébrés. Bruxelles.

22. Arendt, E., De capitis ossei Esocis lucii structura singulari. Diss. inaug. Regiomonti.

26. Baer, K. E. v., Über das äussere und innere Skelett. Meckels Arch. Jahrg. 1826.

27a. Derselbe, Über die Kiemen und Kiemengefässe in den Embryonen der Wirbeltiere. (Nebst einer kurzen brieflichen Mitteilung von H. Rathke über Kiemenspalten beim menschlichen Embryo.) Meckels Arch. f. Anat. u. Phys. Jahrg. 1827.

27b. Derselbe, De ovi mammalium et hominis genesi. Lipsiae.

28a. Derselbe, Über die Kiemenspalten der Säugetier-Embryonen. Meckels Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1828.

28b. Derselbe, Geschichte des Hühnerembryo. In Burdachs Physiologie. Bd. II. pag. 239—370. 1828. Ausführlichere Darstellung: im ersten Bande von „Über Entwickelungsgeschichte der Tiere“. 1828.

28c—37. Derselbe, Über Entwickelungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion.

81. Balfour, Fr. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übers. von B. Vetter. II. Bd. Jena.

92. Baumgarten, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Gehörknöchelchen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40.

79. Baumüller, B., Über die letzten Veränderungen des Meckelschen Knorpels. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 32.
86. Baur, G., Über das Quadratum der Säugetiere. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Phys. in München.
87. Derselbe, Über das Quadratum der Säugetiere. Biol. Centralbl. Bd. 6.
88. Derselbe, On the Quadrate of the Mammalia. Quarterly Journal of microscopical science. Vol. 28. New Series.
82. Beneden, E. v., Recherches sur l'oreille moyenne des Crocodiliens et ses communications multiples avec le pharynx. Arch. de Biol. T. III.
38. Berthold, Über ein linsenförmiges Knöchelchen im Musculus stapedius mehrerer Säugetiere. Müllers Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med.
42. Bischoff, Th. L. W., Entwickelunggeschichte der Säugethiere und des Menschen. Leipzig.
21. Bojanus, Observationes anatomicae de fetu canino 24 dierum. Nova Acta Academ. Leopold. Carol. Nat. Cur. Bd. 10.
91. Bonnet, R., Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Haussäugetiere. Berlin 1891.
83. Born, G., Über die Derivate der embryonalen Schlundbögen und Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22.
97. Derselbe, Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. 4.
98. Branca, A., Note sur une trifurcation du cartilage de Meckel. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 34. année.
36. Breschet, Recherches anatomiques et physiologiques sur l'organe de l'ouïe dans les Oiseaux. Annales des sciences naturelles. Sec. Série. T. V. Zool. Paris.
96. Broca, A. et Lenoir, O., Note sur un cas de persistance du cartilage de Meckel avec absence de l'oreille externe du même coté; considérations sur le développement du maxillaire inférieur et des osselets de l'ouïe. Journ. de l'anat. et de la physiol. Année 32. Nr. 5.
76. Brock, J., Über die Entwickelung des Unterkiefers der Säugetiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 27.
98. Broman, Jvar, Über die Entwickelung der Gehörknöchelchen beim Menschen. Verhandl. d. anat. Gesellsch., 12. Versamml. Ergänzungsheft zum 14. Bd. des Anatom. Anzeigers.
99. Derselbe, Die Entwickelungsgeschichte der Gehörknöchelchen beim Menschen. Inaug-Diss. Lund. Anat. Hefte. I. Abt. H. 37. 11. Bd. H. 4.
52. Bruch, C., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Knochensystems. Neue Denkschriften der allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft f. d. gesamten Naturwissensch. Bd. 12. (2. Dekade, Bd. 2.) Zürich.
63—67. Derselbe, Untersuchungen über die Entwickelung der Gewebe bei den warmblütigen Tieren. Abdr. a. d. Abhandl. d. Senckenbergischen Gesellsch. Bd. 4 u. 6.
28. Burdach, K. F., Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft. 2. Bd. Mit Beiträgen von K. E. v. Baer, H. Rathke u. E. H. F. Meyer. Leipzig.
28. Derselbe, De foetu humano adnotationes anatomicae. Lipsiae.
51. Calori, Sull' anatomia del Axolotl. Memorie dell' academia, delle science, del' istituto di Bologna. T. III. Fasc. 3.
05. Carlisle, A., The Physiology of the Stapes, one of the Bones of the Organ of Hearing, deduced from a comparative view of its structure, and uses, in different Animals. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. For the year 1805. Pt. I.
18. Carus, C. G., Lehrbuch der Zootomie. Leipzig.
1734. Cassebohm, J. F., Tractatus quatuor de aure humana. Halae.
73. Clason, E., Die Morphologie des Gehörorgans der Eidechsen. Anatomische Studien, herausg. von C. Hasse. Bd. I. Nr. VIII.

1789. Comparetti, Observationes anatomicae de aure interna comparata. Patavii.
88. Cope, E. D., On the relations of the hyoid and otic elements of the Skeleton in the Batrachia. Journ. of Morphol. Vol. II.
35—45. Cuvier, G., Leçons d'Anatomie comparée. 2. Édit.
36. Derselbe, Recherches sur les ossemens fossiles. 4. édition. T. X. Paris.
85. Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. VII. Entstehung und Differenzierung des Zungenbein- und Kiefer-Apparates der Selachier. Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel. VI. Bd.
83. Dollo, J., On the malleus of the Lacertilia, and the malar and quadrate bones of Mammalia. Quarterly Journ. of microscop. science. Vol. 23. New Series.
78. Doran, A. H. G., Morphology of the Mammalian ossicula auditûs. The Transactions of the Linnean Society of London. Second Series. Vol. I. Zoology. (Pt. VII. 1878). Jahreszahlen des Gesamtbandes: 1875—79.
93. Dreyfuss, R., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Mittelohres und des Trommelfelles des Menschen und der Säugetiere. Morphol. Arb., herausg. von G. Schwalbe. Bd. 2.
35. Dugès, A., Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Mémoires présentés à l'Academ. royale d. Sciences. T. VI. Paris. (Die Sonderausgabe trägt die Jahreszahl 1834.)
69. Dursy, E., Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Tübingen.
99. Eschweiler, R., Zur vergleichenden Anatomie der Muskeln und der Topographie des Mittelohres verschiedener Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgeschichte. Bd. 53.
52. Fischer, J. G, Die Gehirnnerven der Saurier. Hamburg.
84. Fol, H., Description d'un embryon humain de cinq millimètres et six dixièmes. Recueil zool. suisse. T. I.
82. Fraser, Al., On the development of the ossicula auditus in the higher Mammalia. Philosophic. Transact. of the Royal Society. London. Vol. 173. Pt. III.
49. Friedreich, N. u. Gegenbaur, C., Der Schädel des Axolotl (Siredon pisciformis). Berichte von d. kgl. zootom. Anstalt zu Würzburg, 2. Bericht für d. Schuljahr 1847/48, von A. Koelliker. Leipzig.
87. Froriep, A., Über das Homologon der Chorda tympani bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz. II. Jahrg.
88. Gadow, H., On the modifications of the first and second visceral arches etc. Philos. Transact. of the Royal Soc. 1888. Vol. 179. London 1889.
91. Gadow, H. u. Selenka, E., Vögel. Bronns Klassen und Ordnungen. Bd. 6. Abt. 4. Leipzig.
88. Gaupp, E., Anatomische Untersuchungen über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. 14.
92. Derselbe, Grundzüge der Bildung und Umbildung des Primordialcraniums von Rana fusca. Verhandl. d. anat. Gesellsch. a. d. 6. Versamml in Wien.
93. Derselbe, Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Primordialcranium und Kieferbogen von Rana fusca. Morph. Arb., herausg. von G. Schwalbe. Bd. II.
95. Derselbe, Beiträge zur Morphologie des Schädels. III. Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbeltierschädel. Morpholog. Arb., herausg. von G. Schwalbe. Bd. 4.
96—99. Derselbe, A. Eckers und R. Wiedersheims Anatomie des Frosches. Auf Grund eigener Untersuchungen durchaus neu bearbeitet. Teil I u. II. Braunschweig.
98. Derselbe, Über das Primordialcranium von Lacerta agilis. Verhandl. d. Anat. Ges. auf d. 12. Vers. in Kiel.
70. Gegenbaur, C., Grundzüge der vergleichenden Anatomie. II. Aufl. Leipzig.

72. Derselbe, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 3. Heft. Das Kopfskelett der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskeletts der Wirbeltiere. Leipzig.
98. Derselbe, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, mit Berücksichtigung der Wirbellosen. I. Bd. Leipzig.
1778. Geoffroy St. Hilaire, Dissertations sur l'organe de l'ouïe de l'homme, des reptiles et des poissons. Amsterdam et Paris 1778.
18 Derselbe, Philosophie anatomique. Paris. Vol. I.
20. Derselbe, Mitteilungen an den Herausgeber der Isis. Jsis Jahrg. 1820. Beilage Nr. 20. pag. 153.
75. Goette, A., Entwickelungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus). Leipzig.
87. Gradenigo, G., Die embryonale Anlage des Mittelohres: die morphologische Bedeutung der Gehörknöchelchen. Mitteil. aus d. embryol. Inst. d. k. k. Univ. Wien. Heft 1887. (Der ganzen Reihe 9. Heft, der 2. Folge 2. Heft). Wien.
77. Gruber, J., Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Steigbügels und ovalen Fensters. Mitteil. aus d. embryol. Inst. d. k. k. Univ. Wien. I. Bd. 2. Heft. (Jahreszahl des Bandes 1880) u. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Jahrg. 11.
78. Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte des Hörorganes der Säugetiere und des Menschen. Monatsschr. f. Ohrenheilk. Jahrg. 12.
42. Günther, A. Fr., Beobachtungen über die Entwickelung des Gehörorgans bei Menschen und höheren Säugetieren. Leipzig.
67. Günther, A., Contribution to the anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus Owen). Phil. Transact. of the Royal Society of London. Vol. 157. Pt. I. For the year 1867. Ldn.
35. Hagenbach, Die Paukenhöhle der Säugetiere. Leipzig.
37. Hallmann, E., Die vergleichende Osteologie des Schläfenbeins. Hannover.
80. Hannover, A., Primordialbrusken og dens Forbening i det menneskelige kranium för Födselen. Det kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter 5. Raekke. Bd. 11. Kjöbenhavn.
73a. Hasse, C., Zur Morphologie des Labyrinths der Vögel. Anatom. Studien, herausg. von Dr. C. Hasse. Bd. I. Nr. VI. Leipzig.
73b. Derselbe, Das Gehörorgan der Schildkröten. Anat. Studien etc. Bd. 1. Nr. VII.
73c. Derselbe, Das knöcherne Labyrinth der Frösche. Anat. Studien etc. Bd. I. Nr. IX.
73d. Derselbe, Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische. Anatom. Studien etc. Bd. I. Nr. XIV.
73e. Derselbe, Über den Bau des Gehörorgans von Siredon pisciformis und über die vergleichende Anatomie des Kiefersuspensorium. Anat. Studien etc. Bd. I. Nr. XV.
73f. Derselbe, Die Morphologie des Gehörorgans von Coluber natrix. Anatom. Studien, Bd. I. Nr. XVI.
73g. Derselbe, Das Gehörorgan der Krokodile nebst weiteren vergleichend anatomischen Bemerkungen über das mittlere Ohr der Wirbeltiere und dessen Annexa. Anat. Studien. Bd. I. Nr. XVII.
73h. Derselbe, Die Lymphbahnen des inneren Ohrs der Wirbeltiere. Anat. Studien etc. Bd. I. Nr. XIX.
98. Hegetschweiler, J., Die embryologische Entwickelung des Steigbügels. 2 Taf. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. H. 1.
93 u. 98. Hertwig, O., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Jena. IV. Aufl. 1893. VI. Aufl. 1898.
81. His, W., Mitteilungen zur Embryologie der Säugetiere und des Menschen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.

84. Hoffmann, C. K., Über die Beziehung der ersten Kiementasche zu der Anlage der Tuba Eustachii und des Cavum tympani. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23.
89. Derselbe, Über die morphologische Bedeutung des Gehörknöchelchens bei den Reptilien. Zool. Anz. XII. Jahrg. 89.
89. Derselbe, Over de Ontwikkelingsgeschiedenis van het Gehoororgaan en de morphologische Beteekenis van het Gehoorbeentje by de Reptilien. Natuurk. Verh. der Koningkl. Academie. Deel XXVIII. Amsterdam. (Im dritten Teil von „Bronn" ausführlich dargestellt.)
90/91. Derselbe, Reptilien. „Bronns Klassen und Ordnungen." Bd. 6. Abt. 3.
83. Howes, G. B., The presence of a tympanum in the Genus Raja. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 17.
96. Derselbe, On the Mammalian Hyoid, with especial reference to that of Lepus, Hyrax and Choloepus. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 30. N. S. Vol. 10.
77. Hunt, On the development of the external ear passages. The Americ. Journ. of the medical sciences. 1877. New Series. Vol. 73. (Eine frühere Arbeit von Hunt vom Jahre 1876 war mir nicht zugänglich.)
22. Huschke, E., Über Webers Gehörknöchelchen der Fische. Okens Isis. Jahrgang 1822.
24. Derselbe, Beiträge zur Physiologie und Naturgeschichte. I. Bd. Über die Sinne. Weimar.
25. Derselbe, Bemerkungen zur Anatomie der Sinnesorgane und der Kinnladen. Okens Isis Jahrg. 1825. pag. 1101 (Bd. 17, = 1825, 2).
26. Derselbe, Über die Umbildung des Darmkanals und der Kiemen der Froschquappen. Vortr. gehalten auf d. Naturf.-Vers. zu Frankfurt. 1825. Okens Isis Jahrg. 1826. pag. 613 (1826, 1 = Bd. 18).
27. Derselbe, Über die Kiemenbögen und Kiemengefässe beim bebrüteten Hühnchen. Bd. 20. Okens Isis. Jahrg. 1827. pag. 402. Vortrag auf der Naturf.-Vers. in Dresden. 1826.
28. Derselbe, Über die Kiemenbögen am Vogelembryo. Okens Isis. Bd. 21. H. 2. pag. 160. Jahrg. 1828.
30. Derselbe, Über die erste Bildungsgeschichte des Auges und Ohres beim bebrüteten Küchlein. Vortrag und Demonstration auf d. Naturf.-Vers. in Hamburg. 1830. Auszug in Okens Isis. Jahrg. 1831.
32. Derselbe, Über die erste Entwickelung des Auges und die damit zusammenhängende Cyklopie. Meckels Arch. f. Anat. u. Phys. Bd. 6. Jahrg. 32.
33. Derselbe, Verbindung des Ambosses im Ohr mit dem Griffelfortsatz. Okens Isis. Jahrg. 1833.
44. Derselbe, Samuel Thomas von Soemmering, Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen des menschlichen Körpers. Umgearbeitet u. beendigt (S. Th. v. Soemmering vom Baue des menschlichen Körpers. Neue Ausgabe. 5. Bd.)
59. Huxley, Th. H., On the theory of the Vertebrate Skull. Croonian Lecture. Proceedings of the royal Society of London. Vol. IX. (Delivered June 17. 1858.)
64. Derselbe, Lectures on the Elements of comparative anatomy. London.
67. Derselbe, On the Classification of Birds; and on the taxonomic value of the modifications of certain of the cranial bones observable in that class. Proceedings of the scientific meetings of the zoological society of London. For the year 1867.
69. Derselbe, On the representatives of the malleus and the incus of the Mammalia in the other Vertebrata. Proceed. of the zoolog. Soc. of London. 1869.
71. Derselbe, A manual of the Anatomy of vertebrated animals. London.
73. Derselbe, Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Übersetzt von F. Ratzel. Breslau.

74. Derselbe, On the structure of the skull and of the heart of Menobranchus lateralis. Proc. of the scientific meetings of the zool. society of London. For the year 1874.
75a. Derselbe, Note on the development of the Columella auris in the Amphibia. (Read at the meeting of the British Association of Belfast 1874.) Nature. Vol. 11.
75b. Derselbe, „Amphibia“. The Encyclopaedia Britanica. Ninth Edition. Vol. I. Edinburgh.
45. Hyrtl, J., Vergleichend anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugetiere. Prag. (Eine frühere Arbeit Hyrtls über die Steigbügelarterie vom Jahre 1843 konnte ich nicht erlangen.)
94. Iwanzoff, N., Zur Anatomie der Knöchelchen des mittleren Ohres bei Amphibien und Reptilien. Anat. Anz. Bd. 9.
42. Jacobson, L., Om Primordial-Craniet. Förhandlingar vid de skandinaviske Naturforskarnes tredje Möte i Stockholm. (Bericht in Müllers Archiv 1844.)
95a. Jacoby, M., Studien zur Entwickelungsgeschichte der Halsorgane der Säugetiere und des Menschen. I. Historisch-kritische Betrachtungen über die Entwickelung der Kiemendarm-Derivate. Inaug.-Diss. Berlin.
95b. Derselbe, Ein Beitrag zur Kenntnis des menschlichen Primordialcraniums. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsg. Bd. 44.
87a. Kastschenko, Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30.
87b. Derselbe, Das Schlundspaltensystem des Hühnchens. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt.
90a. Killian, G., Zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Ohrmuskeln. Anat. Anz. Bd. 5.
90b. Derselbe, Die Ohrmuskeln des Krokodils nebst vorläufigen Bemerkungen über die Homologie des Musculus stapedius und des Stapes. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 24. N. F. Bd. 17.
99. Kingsley, J. S. and Ruddick, W. H., The ossicula auditus and Mammalian ancestry. The American Naturalist. Vol. 33 Nr. 387.
49. Koelliker, A., Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbeltiere. Berichte von der kgl. zootom. Anstalt zu Würzburg. 2. Bericht für das Schuljahr 1847/48. Leipzig.
61. Derselbe, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Akad. Vorträge.
79. Derselbe, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. II. Aufl. Leipzig.
84. Derselbe, Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2. Aufl. Leipzig.
98. Kollmann, J., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Jena.
72. Leydig, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen.
88. Liessner, E., Ein Beitrag zur Kenntnis der Kiemenspalten und ihrer Anlagen bei amnioten Wirbeltieren. Morph. Jahrb. Bd. 13.
78. Loewe, L., Über Entstehung des knorpeligen und knöchernen Labyrinths. Centralbl. f. d. med. Wiss. 16. Jahrg. 1878.
85. Magnien, L., Recherches sur l'anatomie comparée de la corde du tympan des oiseaux. Comptes rendus hebd. des séances de l'Académie des Sciences. T. 101. (2. Semestre.)
87. Mall, F. P., Entwickelung der Branchialbogen und -Spalten des Hühnchens. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.
28. Meckel, A., Carotis interna und Steigbügel des Murmeltieres und Igels. Meckels Arch. f. Anat. u. Phys.
11. Meckel, J. Fr., Entwurf einer Darstellung der zwischen dem Embryozustande der

höheren Tiere und dem permanenten der niederen stattfindenden Parallele. Beitr. zur vergl. Anat. II Bd. 1. Heft.
20. Derselbe, Handbuch der menschlichen Anatomie. 4. Bd. Halle u. Berlin.
86. de Meuron, Recherches sur le développement du thymus et de la glande thyroïde. Recueil zoologique suisse. T. III.
94. Minot, Ch. S., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Deutsch von S. Kaestner. Leipzig.
77a. Moldenhauer, W., Die Entwickelung des mittleren und des äusseren Ohres. Morph. Jahrb. Bd. III.
77b. Derselbe, Vergleichende Histologie des Trommelfells. Archiv für Ohrenheilkunde. Bd. 13.
32. Derselbe, Beiträge zur Anatomie und Naturgeschichte der Amphibien. Zeitschr. f. Physiol. (Herausg. von F. Tiedemann, G. R. Treviranus, L. C. Treviranus). Bd. 4. Heft 2.
40. Müller, Joh., Handbuch der Physiologie des Menschen. 2. Bd. Coblenz.
87. v. Noorden, W., Beitrag zur Anatomie der knorpeligen Schädelbasis menschlicher Embryonen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.
18. Oken, L., Bedeutung der Schädelknochen. Okens Isis. Bd. II. (= 1818, Bd. I), s. auch Isis von 1825, pag. 1254.
21. Derselbe, Esquisse du Système d'Anatomie, de Physiologie et d'Histoire naturelle. Paris.
23. Derselbe, Etwas über den Pariser Königsgarten. Isis. Litter.-Anz. pag. 401.
98. Osawa, G., Beiträge zur Anatomie der Hatteria punctata. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsg. Bd. 51.
26. Otto, G., De animalium quorundam, per hiemem dormientium, vasis cephalicis et aure interna. Nova Acta Academiae Caesar. Leopold. Carol. Nat. Cur. T. XIII. Pt. I.
27. Derselbe, Mémoire sur les vaisseaux céphaliques de quelques animaux qui s'engourdissent pendant l'hiver. Annales des sciences naturelles. T. 11.
50. Owen, R., On the Communications between the cavity of the tympanum and the palate in the Crocodilia (Gavials, Alligators and Crocodiles). Philosophical Transactions of the royal society. For the year 1850. Pt. II.
66. Owen, R., On the Anatomy of Vertebrates. London.
66. Parker, W. K., On the structure and Development of the Skull in the Ostrich tribe. Philos. Transactions of the Royal Soc. of London. Vol. 156. For the year 1866.
69. Derselbe, On the structure and development of the Skull of the common fowl (Gallus domesticus.) Philos. Transact. of the Royal Soc. of London. Vol. 159. Pt. II. For the year 1869. London 1870.
71. Derselbe, On the Structure and Development of the Skull of the Common Frog (Rana temporaria L.). Philos. Transact. of the Royal Soc. Vol. 161. For the year 1871. (Ldn. 1872).
73. Derselbe, On the Structure and Development of the Skull in the Salmon (Salmo salar, L.). Philos. Transact. of the Royal Soc. Vol. 163.
74. Derselbe, On the Structure and Development of the Skull in the Pig. Philosoph. Transact. of the Royal Soc. Vol. 164.
76a. Derselbe, On the structure and development of the Skull in the Batrachia. Pt. II. Philos. Transact. of the Royal Soc. Vol. 166. Pt. 2.
76b. Derselbe, On the Structure and Development of the Birds Skull. The Transact. of the Linnean Soc. of London. Second Series. Vol. I. Pt. III. 1876. (Jahreszahl des Bandes London 1879).
77. Derselbe, On the structure and development of the skull in the Urodelous Amphibia. Pt. I. Philos. Transact. of the Royal Soc. Vol. 167. pt. 2.
78. Derselbe, On the structure and development of the Skull in the common Snake

(Tropidonotus natrix). Philos. Transact. of the Royal Soc. Vol. 169. For the year 1878. London 1879.

79. Derselbe, On the structure and development of the Skull in the Lacertilia. Pt. I. (Skull of the common Lizards). Philos. Transact. Vol. 170. For the year 1879. London 1880.

80. Derselbe, Report on the development of the green Turtle (Chelone viridis Schneid). Report on the scientific results of the Voyage of H. M. S. Challenger during the years 1875—76. Zoology. Vol. I.

81. Derselbe, On the Structure and Development of the Skull in the Batrachia. Pt. III. Philos. Transact. of the Royal Soc. Vol. 172. For the year 1881. London 82.

82a. Derselbe, On the Morphology of the Skull in the Amphibia Urodela. The Transact. of the Linnean Soc. of London. Second Series. Vol. II. Zool. Pt. III. Jahreszahl des Bandes 1879—1888.

82b. Derselbe, On the structure and development of the Skull in the Urodeles. Transact. of the zoological society of London. Vol. XI. Pt. VI. (Jahreszahl des ganzen Vol. I. 1885.)

83. Derselbe, On the structure and development of the skull in the Crocodilia. Transact. of the Zoological Soc. Vol. XI. pt. IX.

85a. Derselbe, On the Structure and Development of the Skull in the Mammalia. Pt. II. Edentata. Philos. Transact. of the Royal Soc. Vol. 176. For the year 1885. Pt. I.

85b. Derselbe, On the Structure and Development of the Skull in the Mammalia. Pt. III. Insectivora. Philos. Transact. of the Royal Soc. Vol. 176. For the year 1885. Pt. I. Ldn. 86.

85c. Derselbe, On the Structure and Development of the Skull in the Chamaeleons. Transact. of the zoolog. Soc. of London. Vol. 11.

77. Parker, W. K. and Bettany, G. T., The Morphology of the skull. London.

98. Peter, K., Die Entwickelung und funktionelle Gestaltung des Schädels von Ichthyophis glutinosus. Morph. Jahrb. Bd. 25.

67a. Peters, W., Über die bei Beuteltieren im Entwickelungszustande vorkommende Verbindung des Os tympanicum mit dem Unterkiefer, als einen neuen Beweis für die Übereinstimmung dieses Knochens mit dem Os quadratum der übrigen Wirbeltierklassen. Monatsber. d. kgl. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Aus dem Jahre 1867. Berlin 1868.

67b. Derselbe, Über das Os tympanicum und die Gehörknöchelchen der Schnabeltiere in Bezug auf die Frage von der Deutung des Quadratbeins bei den Vögeln. Monatsber. d. kgl. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Aus dem Jahre 1867. Berlin 1868.

67c. Derselbe, Note on the homology of the tympanic bone. Proceed. of the scient. meet. of the zoological society of London. For the year 1867.

68. Derselbe, Über die Gehörknöchelchen und den Meckelschen Knorpel bei den Krokodilen. Monatsber. d. kgl. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Aus dem Jahre 1868. Berlin 1869.

69. Derselbe, Über die Gehörknöchelchen der Schildkröten, Eidechsen und Schlangen, sowie über die Höhlen des Unterkiefers der Krokodile. Monatsber. d. kgl preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Aus dem Jahre 1869. Berlin 1870.

70. Derselbe, Über den Ductus pneumaticus des Unterkiefers bei den Krokodilen. Monatsber. d. kgl. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Aus dem Jahre 1870. Berlin 1871.

74. Derselbe, Über die Gehörknöchelchen und ihr Verhältnis zu dem ersten Zungenbeinbogen bei Sphenodon punctatus. Monatsber. d. kgl. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1871.

88. Piersol, G. A., Über die Entwickelung der embryonalen Schlundspalten und ihre Derivate bei Säugetieren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 47.

39. Platner, F., Bemerkungen über das Quadratbein und die Paukenhöhle der Vögel. Dresden und Leipzig, G. Fleischer.
98. Platt, J. B., The development of the cartilaginous skull and of the branchial and hypoglossal musculature in Necturus. Morph. Jahrb. Bd. 25.
18. Pohl, Expositio generalis anatomica organi auditus. Vindobonae.
75. Politzer, A., Zur Anatomie des Gehörorgans. II. Über den Processus styloideus. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 9. (N. F. Bd. 3), sowie in: Beiträge zur Anatomie u. Physiol., als Festgabe Carl Ludwig zum 15. Oktober 1874 gewidmet von seinen Schülern. Leipzig 1875.
87. Rabl, K., Über das Gebiet des Nervus facialis. Anat. Anz. II. Jahrg.
25a. Rathke, H., Kiemen bei Säugetieren. Okens Isis. Jahrgang 1825. pag. 747. Bd. 16 = 1825, 1.
25b. Derselbe, Kiemen bei Vögeln. Okens Isis. Jahrg. 1825. pag. 1100. Bd. 17 = 1825, 2.
27. Derselbe, Briefliche Mitteilung an K. E. v. Baer über Kiemenspalten beim menschlichen Embryo. Abgedruckt in dem Aufsatz von K. E. v. Baer, Über die Kiemen und Kiemengefässe in den Embryonen der Wirbeltiere. Meckels Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1827.
28a. Derselbe, Bemerkungen zu dem Aufsatze des Herrn Prof. Huschke: „Über die Kiemenbögen und Kiemengefässe beim bebrüteten Hühnchen." Okens Isis. Bd. 21. H. 1. pag. 80.
28b. Derselbe, Über das Dasein von Kiemenandeutungen bei menschlichen Embryonen. Okens Isis. Bd. 21. H. 1. pag. 108.
28c. Derselbe, Über die Entwickelung der Atemwerkzeuge bei den Vögeln und Säugetieren. Nova Acta phys.-med. Akademiae Caesar. Leopold. Carol. Natur. curiosorum. T. 14. Pars I. 1828.
28. Derselbe, Geschichte des Embryo der Fische. In Burdachs Physiol. Bd. II. pag. 201—222. Leipzig.
32. Derselbe, Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere. Riga u. Dorpat.
39. Derselbe, Bemerkungen über die Entwickelung des Schädels der Wirbeltiere. 4. Bericht über das naturwiss. Seminar bei d. Univ. zu Königsberg. Königsberg.
39. Derselbe, Entwickelungsgeschichte der Natter (Coluber Natrix.) Königsberg.
61. Derselbe, Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Leipzig.
62. Derselbe, Vorträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Mit Vorw. von Gegenbaur. Leipzig.
79. Rauber, A. u. Moldenhauer, W., Ist die Tuben-Paukenhöhle Produkt des Vorderdarmes oder der Mundbucht? Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 14. (Weisen, gegen Urbantschisch, für den Frosch, das Hühnchen und für Säuger nach, dass die Tuben-Paukenhöhle dem Vorderdarm und nicht der Mundbucht entstammt.)
36. Reichert, C., De embryonum arcubus sic dictis branchialibus. Dissert. inaug. Berolini.
37. Derselbe, Über die Visceralbogen der Wirbeltiere im allgemeinen und deren Metamorphosen bei den Vögeln und Säugetieren. Müllers Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Medizin.
38. Derselbe, Vergleichende Entwickelungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien nebst den Bildungsgesetzen des Wirbeltierkopfes im allgemeinen und seinen hauptsächlichsten Variationen durch die einzelnen Wirbeltierklassen. Königsberg.
81—84. Retzius, G., Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm.
84. Rückert, Vorläufige Mitteilungen zur Entwickelung der Visceralbogen bei Säugetieren. (Gesellsch. f. Morphol. u. Phys. in München.) Ärztl. Intelligenzblatt.
23. Rudolphi, K. A., Grundriss der Physiologie. 2. Bd. Berlin.
79. Salensky, W., Zur Entwickelungsgeschichte der Gehörknöchelchen. Zoolog. Anzeiger. Jahrg. II.

80. Derselbe, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugetieren. Morph. Jahrb. Bd. VI.
90. Sarasin, P. u. F., Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—86. 2. Bd. 4. Heft. Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus. Wiesbaden.
1789. Scarpa, Disquisitiones anatomicae de auditu et olfactu. Ticini.
97. Schultze, O., Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Leipzig.
87. Schwalbe, G., Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen.
72. Semmer, A., Untersuchungen über die Entwickelung des Meckelschen Knorpels und seiner Nachbargebilde. Inaug.-Diss. Dorpat. (Mir leider unzugänglich.)
27. Serres, Recherches d'anatomie transcendante, sur les lois d'Organogénie appliquées à l'anatomie pathologique. Annales des sciences naturelles. T. 11.
94. Siebenmann, F., Die ersten Anlagen von Mittelohrraum und Gehörknöchelchen des menschlichen Embryo in der 4.—6. Woche. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.
97. Derselbe, Mittelohr und Labyrinth. Bardelebens Handbuch der Anatomie des Menschen. Bd. 5. Abt. 2. Jena.
1799. Soemmering, Th., Icones embryonum humanorum. Francofurti.
96. Spee, F. v., Kopf. In: Handbuch der Anatomie des Menschen, herausg. von Karl v. Bardeleben. Jena.
15. Spix, J. B., Cephalogenesis sive capitis ossei structura, formatio et significatio. München.
91. Staderini, R., Intorno alle prime fasi di sviluppo dell' Anulus stapedialis. Monitore zoologico Italiano. Vol. II. Anno II.
46. Stannius, H., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.
56. Derselbe, Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. II. Buch: Zootomie der Amphibien.
75. Stieda, L., Studien über die Entwickelung des Knochengewebes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11.
79. Stöhr, Ph., Zur Entwickelungsgeschichte des Urodelenschädels. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 33.
81. Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte des Anurenschädels. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. Bd. 36.
92. Strong, O. S., The structure and homologies of the cranial nerves of the Amphibia as determined by their peripheral distribution and internal origin. Anatom. Anzeiger. Bd. 7.
95. Derselbe, The cranial nerves of Amphibia. A contribution to the Morphology of the Vertebrate Nervous System. Journ. of Morph, Vol. X.
10. Tiedemann, F., Zoologie. 2. Bd. Anatomie u. Naturgeschichte der Vögel.
76. Trautmann, Der gelbe Fleck am Ende des Hammergriffs. Arch. f. Ohrenheilkunde. 11. Bd. N. F. Bd. 5.
81. v. Tröltsch, Die Anatomie des äusseren und mittleren Ohres samt der Sektionstechnik des Gehörorganes. Aus: Tröltsch, Lehrbuch der Ohrenheilkunde. 7. Aufl. Leipzig
83/84. Tuttle, A. H., The relation of the external meatus, tympanum and Eustachian tube to the first visceral cleft. Proced. American Acad. arts and sciences. Vol. 19. N. S. 11.
77a. Urbantschitsch, V., Über die erste Anlage des Mittelohres und des Trommelfelles. Mitteil. aus d. embryol. Institut d. Univ. Wien. I. Bd. 1. Heft. 1877. (Jahreszahl des ganzen I. Bandes: 1880.)
77b. Derselbe, Das Lumen des äusseren Gehörgangs bei Embryonen und Neugeborenen. Mitteil. aus d. embryol. Inst. d. k. k. Univ. in Wien. I. Bd. 2. Heft. 1877. (Jahreszahl des ganzen I. Bandes: 1880.)

78. Derselbe, Beobachtungen über die Bildung des Hammer-Ambos-Gelenkes. Mitteil. aus d. embryol. Inst. d. k. k. Univ. zu Wien. I. Bd. 3. Heft.
35. Valentin, G., Handbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen mit vergleichender Rücksicht der Entwickelung der Säugetiere und Vögel. Berlin.
98. Versluys, J., Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. 8 Taf. u. 1 Fig. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 12. H. 2.
90. Villy, Fr., The development of the ear and accessory organs in the common frog. Quarterly Journ. of microsc. science. Vol. 30. N. S.
39. Vogt, C., Zur Neurologie von Python tigris. Müllers Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. Jahrg. 1839.
73. Vrolik, J. A., Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. I.
20. Weber, E. H., De aure et auditu hominis et animalium. P. I. De aure animalium aquatilium. Lipsiae.
34. Derselbe, F. Hildebrandts Handbuch der Anatomie des Menschen. 4. Ausg. Bd. 4. Stuttgart.
77. Wiedersheim, R., Das Kopfskelett der Urodelen. Morph. Jahrb. Bd. 3.
79. Derselbe, Die Anatomie der Gymnophionen. Jena.
86. Derselbe, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. II. Aufl.
93. 98. Derselbe, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. III. u. IV. Aufl.
31. Windischmann, C. J., De penitiori auris in Amphibiis structura. Dissert. inaug. Bonnae.
98. Winslow, G. M., The Chondrocranium in the Ichthyopsida. Tufts College Studies. Nr. 5.
96. Witebsky, M., Zur Entwickelungsgeschichte des schallleitenden Apparates des Axolotl (Siredon pisciformis). Berlin. Inaug.-Diss.
95. Zondek, M., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Gehörknöchelchen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 44.

Inhalt.

Das Prinzip des Funktionswechsels, wenn wir es auch allenthalben in der Geschichte der Organismen als wirksamen und wichtigen Faktor anerkennen müssen, wird doch vielleicht nirgends im Bereich der Wirbeltier-Anatomie von der morphologischen Spekulation so in Anspruch genommen, als in der Lehre von der Entstehung und allmählichen Vervollkommnung des schallleitenden Apparates. Zwei Stationen in der Geschichte der Vertebraten sind es, für deren Verständnis der Leistungsfähigkeit jenes Prinzipes besonders grosse, ja man möchte im ersten Augenblick sagen: scheinbar unerhörte Dinge zugemutet werden: bei dem Übergang vom Wasser- zum Landleben, an dem der schallleitende Apparat zum erstenmal in der Form auftritt, in der er weiterhin den Descendenten zur Vervollkommnung übergeben wird, und, in noch höherem Masse, bei der Entstehung des Säugetiers, mit dem der genannte Apparat seine höchste Ausbildung erfährt. Denn wenn die, ich will nicht gerade sagen allgemein herrschende, aber doch von der Mehrzahl der Forscher, und zwar gerade von den Ernstesten und Kritikfähigsten, vertretene Auffassung richtig ist, so sind beide Etappen neben so vielen anderen charakterisiert dadurch, dass Teile, die früher dem Kiemen- und Kieferapparat angehörten und somit im Dienste der Respiration und der Nahrungsaufnahme standen, unter Aufgabe dieser Funktionen in den Dienst des Gehörorganes sich begaben. In der That: Umwandlungen, die den Charakter des Paradoxen auch dann nicht verlieren, wenn man berücksichtigt, dass es sich hauptsächlich um Skelettteile handelt, und dass diese passiv funktionierende

Organe sind, dass ein Skelettstück an sich nichts weiter ist, als ein Widerstand leistendes Hartgebilde, dem seine bestimmte Aufgabe im Organismus erst durch die Lage und durch die Beziehungen zu den Weichteilen zugewiesen wird, die auch seine Form bedingen. Denn welche Alterationen der Weichteile setzt jener Funktionswechsel voraus!

Aber so grosse Umwälzungen auch bei der Annahme jener Herkunft des schallleitenden Apparates vorauszusetzen sind, so darf doch darin kein Moment gesehen werden, das den Ergebnissen der morphologischen Forschung gegenüber in Frage kommen könnte, und der Versuch, jene Vorstellung lächerlich zu machen durch den pathetischen Hinweis darauf, dass wir doch nicht mit denselben Teilen hören könnten, mit denen unsere Vorfahren gekaut haben, kann vielleicht vorübergehend das Urteil Einzelner befangen machen, auf die Dauer aber den Wert eines Argumentes nicht behalten.

Freilich, viel fehlt noch, ehe es möglich sein wird, abschliessend über die ganze Frage zu urteilen, und wenn die „Ergebnisse" nur solche Fragen behandeln dürften, in denen ein sicheres Resultat erreicht worden ist, dann dürfte die Ontogenie und Phylogenie des schallleitenden Apparates schwerlich in ihnen jetzt schon eine Stelle finden. Aber in der letzten Zeit hat sich aufs neue das Interesse an der ganzen Frage geregt, und es steht zu erwarten, dass sie auch in der nächsten Folgezeit wieder behandelt werden wird. Da dürfte es denn am Platze sein, das bisher Geleistete zu überblicken, um die Punkte festzustellen, an denen weitere Forschung einzusetzen hat, damit die Einzel-Arbeit von vornherein einen bestimmten Endzweck ins Auge fassen und von bestimmter Fragestellung ausgehen kann. In diesem Sinne möchte das nachfolgende Referat etwas zur Aufklärung und damit zur Förderung der Sache beitragen; zugleich aber glaube ich die Grenzen meiner Aufgabe nicht zu überschreiten, wenn ich mir auch erlaube, auf die Richtung hinzuweisen, in der, meiner Ansicht nach, das Resultat der bisherigen Forschungen zu suchen ist.

Erster Teil.

1. Das Problem.

Bekanntlich werden an dem hochentwickelten Gehörorgan des Menschen und der Säugetiere drei Abschnitte unterschieden: die innere, mittlere und

äussere Ohrsphäre. Das in der festen Masse der Schläfenbeinpyramide eingeschlossene innere Ohr, funktionell nicht nur zum „Hören", sondern auch zum „Gleichgewichtssinn" in Beziehung, wird repräsentiert durch ein dünnwandiges Säckchen, das der Komplikation seiner Innenräume die Benennung als „häutiges Labyrinth" verdankt, und an dessen Wandungen sich der N. acusticus verbreitet. Um das häutige Labyrinth herum bildet die Masse der Schläfenbeinpyramide das knöcherne Labyrinth, eine Knochenkapsel, die an ihrer Aussenwand von der Fenestra vestibuli (Foramen ovale) durchbrochen ist. In diese passt sich der „Steigbügel" mit seiner Fussplatte ein. Dem inneren Ohr schliesst sich gegen die äussere Oberfläche des Kopfes hin das mittlere Ohr an. Verschiedene Teile werden unter diesem Namen zusammengefasst. Die Paukenhöhle dehnt sich aussen von der Schläfenbeinpyramide aus und steht durch die Tuba auditiva (Eustachii) mit dem Rachen in offener Verbindung. Auf diesem Wege kann sie mit Luft gefüllt werden. Auch die Wandungen der Paukenhöhle sind zum grossen Teil knöchern und werden durch Abschnitte des Schläfenbeines gebildet, doch wird ihre laterale Wand hergestellt durch das Trommelfell, das als schwingungsfähige Membran den Raum der Paukenhöhle nach aussen abschliesst. Zwischen dieser Membran und der Fenestra vestibuli der Ohrkapsel kommt eine Verbindung zustande durch die Kette der Gehörknöchelchen, aus dem Hammer (Malleus), dem Amboss (Incus) und dem Steigbügel (Stapes) bestehend. In das Trommelfell eingelassen, vermag der Hammer die Schwingungen desselben mitzumachen und sie auf den Amboss und Steigbügel zu übertragen, durch dessen in die Fenestra vestibuli eingelassene Fussplatte sie dem inneren Ohr mitgeteilt werden. Die drei Gehörknöchelchen ziehen nicht frei durch den Raum der Paukenhöhle hindurch, sondern drängen sich von der oberen Paukenhöhlenwand in den Raum hinein vor, sind also von der Schleimhaut der Paukenhöhle überzogen.

Das Trommelfell, das den Raum der Paukenhöhle nach aussen zum Abschluss bringt, trennt denselben zugleich von dem nach aussen hin folgenden äusseren Gehörgang, der mit der ihm ansitzenden Ohrmuschel das äussere Ohr bildet. Wenn es auch auf der Hand liegt, dass das äussere Ohr die Aufgabe hat, den Schall nicht nur aufzufangen, sondern auch zum Trommelfell hinzuleiten, so wird es doch unter der Bezeichnung „schallleitender Apparat" gewöhnlich nicht mit einbegriffen, und dieser für die Gebilde des Mittelohres reserviert.

Abwärts gehend in der Reihe der Wirbeltiere lernen wir das „innere Ohr" als den konstantesten der geschilderten Apparate kennen, finden das äussere Ohr nur bei einigen Reptilien und bei Vögeln, in geringerer Ent-

wickelung als bei den Säugern, und treffen vor allem im Mittelohr eine grosse Mannigfaltigkeit der Ausbildung. Ein Trommelfell, das eine Paukenhöhle nach aussen abschliesst, ist bei den Vögeln, den meisten Reptilien und bei Anuren vorhanden, bei keiner der genannten Formen aber lassen sich die drei Gehörknöchelchen der Säuger in typischer Form wiederfinden, sondern die Verbindung zwischen dem Trommelfell und der Fenestra vestibuli wird hergestellt durch ein mit einer Fussplatte versehenes Stäbchen, Columella, dem sich aussen zur Insertion am Trommelfell mehr oder minder kompliziert gestaltete knorpelige Teile anschliessen. Bei den Anuren zeigt sich als ganz besondere Einrichtung, dass der Verschluss der Fenestra vestibuli nicht durch die Fussplatte der Columella selbst, sondern durch einen von ihr getrennten selbständigen Deckel, Operculum, hergestellt wird.

Bei manchen Reptilien, sowie bei den meisten Amphibien fehlen eine Paukenhöhle und ein Trommelfell, doch geht damit die Columella nicht verloren, sondern gewinnt Beziehungen zu anderen Teilen des Schädels. Bei den Fischen schliesslich finden wir ganz andere Verhältnisse: Trommelfell, Paukenhöhle und Gehörknöchelchen fehlen, die Ohrkapsel ist nach aussen völlig geschlossen[1]).

Wo kamen nun jene Gebilde des Mittelohres her, und wie haben sie sich in der Wirbeltier-Reihe allmählich vervollkommnet? Diese Fragen werden schwieriger, als sie zuerst scheinen könnten, durch die Verschiedenheiten der in der Nachbarschaft des Mittelohres bei den einzelnen Wirbeltieren gelegenen Knochen, namentlich durch die verschiedene Befestigungsart des Unterkiefers.

Die oben angeführten Abschnitte des Ohres stehen beim Menschen alle in Beziehung zu dem Schläfenbein, dessen einzelne, entwickelungsgeschichtlich getrennt angelegte Komponenten, Pars mastoidea, Pars petrosa, Pars tympanica, Pars squamosa, Processus styloideus, nicht ganz leicht auf Knochen niederer Wirbeltiere zurückzuführen sind. Namentlich die Pars tympanica, als Os tympanicum bei Säugern selbständig, und die Pars squamosa (Os squamosum) haben viel Anlass zu Kontroversen gegeben. Die Schwierigkeiten sind vor allem begründet in der verschiedenen Zusammensetzung des Kiefergelenkes bei den Säugern und den niederen Wirbeltieren. Bei den Säugern artikuliert der Unterkiefer direkt, vermittelst eines aufsteigenden Fortsatzes, am Os squamosum, bei allen übrigen Vertebraten wird er dagegen durch einen besonderen Aufhänge-Apparat, ein Suspensorium, von dem Schädel abgetrennt, das wieder in verschiedener

1) Dies ist nicht ganz exakt; es kommen auch bei einigen Fischen Fensterbildungen der Ohrkapsel vor; doch ist ihre Beziehung zur Fenestra vestibuli sehr zweifelhaft.

Weise zusammengesetzt sein kann. Bei den Vögeln wird es gebildet durch einen isolierten, an der Schädelkapsel beweglich angebrachten Knochen, der seiner Form zufolge von Hérissant den Namen Os quadratum erhalten hat. An diesem Quadratbein also artikuliert erst der Unterkiefer, und zwar derart, dass am Quadratum der Gelenkkopf, am Unterkiefer aber die Pfanne sich findet (während bei den Säugern der Unterkiefer den Gelenkkopf trägt). Der Unterkiefer ist zudem bei den Vögeln aus mehreren Stücken zusammengesetzt; der Gelenkteil, der die Pfanne trägt, hat den Namen Os articulare erhalten. Das Kiefergelenk der Vögel ist also eine Articulatio quadrato-articularis im Gegensatz zu der Articulatio squamoso-mandibularis der Säuger. Die gleichen Verhältnisse wie bei den Vögeln finden wir nun im Prinzip auch bei den übrigen niederen Vertebraten wieder: auch die Reptilien besitzen ein Os quadratum (für das nun freilich der Name nicht mehr der Form entspricht), auch bei manchen Amphibien ist es vorhanden, während es bei anderen durch einen Quadratknorpel repräsentiert wird. Bei den Knochenfischen sind die Dinge noch komplizierter, insofern als zwar auch der Unterkiefer an einem Os quadratum artikuliert, letzteres aber nicht direkt an der Schädelkapsel befestigt ist, sondern mit ihr durch zwei weitere Knochen, die von Huxley (59) die Namen Hyomandibulare (das obere) und Symplecticum (das untere) erhalten haben, verbunden wird. Somit besteht das Suspensorium des Unterkiefers bei den Knochenfischen aus: Hyomandibulare, Symplecticum, Quadratum (s. Fig. 1). Um endlich auch die Verhältnisse bei den Selachiern noch zu erledigen, so sei bemerkt, dass bei den meisten unter ihnen der Quadratknorpel, an dem der knorpelige Unterkiefer artikuliert (zu einer Verknöcherung kommt es bekanntlich nicht), durch ein Knorpelstück am Schädel befestigt ist, das als Hyomandibula bezeichnet wird und als der knorpelige Vorläufer des Os hyomandibulare und des Os symplecticum von Huxley (64) erkannt wurde. Bei den Notidaniden endlich, deren tiefe Stellung unter den Haien Gegenbaur zuerst betont hat, artikuliert das Quadratum direkt am Schädel; der Hyomandibular-Knorpel trägt nur den unteren Teil des Zungenbeinknorpels.

Um diese kurze, und natürlich sehr im Umriss gegebene Skizze zu schliessen, so sei noch erwähnt, dass das Os quadratum bei den Krokodilen und Schildkröten, wo es fest mit dem Schädel verbunden ist, die Paukenhöhle umschliessen und das Trommelfell tragen hilft; dasselbe ist auch bei den Sauriern mit beweglichem Quadratum der Fall; bei den Vögeln dagegen wird durch ganz besondere Knochen-Entwickelung das Quadratum aus diesen Funktionen mehr oder weniger herausgedrängt. Durch diese

Funktion aber gewinnt das Quadratum eine Ähnlichkeit in der Verwendung mit dem Os tympanicum der Säuger, das ebenfalls die Umschliessung der Paukenhöhle und Ausspannung des Trommelfells zur Aufgabe hat. Dagegen bleibt als wichtiger Unterschied zwischen dem Quadratum und dem Tympanicum die verschiedene Artikulation des Unterkiefers bestehen. Die Frage nach dem Verbleib des Quadratum bei den Säugern wird ergänzt durch die nach dem Schicksal des Os articulare, d. h. des Unterkiefergelenkstückes der niederen Vertebraten. Denn dass dieses nicht dem Gelenkfortsatz des Säugetier-Unterkiefers entsprechen könne, haben Vergleichung und Entwickelungsgeschichte schon lange gelehrt. Aus der oben gegebenen Übersicht wird sich erkennen lassen, dass die Art, wie der Unterkiefer sich mit dem übrigen Schädel verbindet, sehr vielen Varianten unterworfen ist, und es braucht nun nur noch einmal besonders darauf hingewiesen zu werden, dass ja die Stelle der Kieferbefestigung sich stets in einer, oft sehr nahen, topographischen Beziehung zu der Ohrkapsel befindet, um es verständlich zu machen, dass die Umgestaltung der Kiefer-Verhältnisse in engem Zusammenhang stehen muss mit Umgestaltungen des Mittelohres.

2. Hypothesen und Beobachtungen über die Herkunft und Bedeutung der Mittelohr-Gebilde, bis zu den Arbeiten von Reichert, 1836.

Wie die Bestrebungen, durch Zerlegung des Schädels in einzelne „Schädelwirbel" die Stellung desselben zum übrigen Skelett verständlich zu machen, eine Frucht der naturphilosophischen Richtung am Anfange unseres Jahrhunderts sind, so gilt dies auch von dem Problem, die Teile des schallleitenden Apparates der höheren Wirbeltiere auf ihre Urformen zurückzuführen, das sich ja notwendigerweise bei allen Versuchen, das Kopfskelett „philosophisch" zu deuten, von selbst aufdrängen musste. So finden wir denn die hauptsächlichsten Vertreter der genannten Richtung mit der schwierigen Frage beschäftigt. Spix in seiner Cephalogenesis (15) hat wohl zuerst die Ansicht drucken lassen, dass bei den Knochenfischen die Elemente des Kiemendeckels gewissermassen einen Ersatz für die fehlenden Gehörknöchelchen bildeten. Ausführlicher vertrat Geoffroy (18) dieselbe Vorstellung, sich bitter beklagend (20), dass Spix, den er selbst in die philosophische Betrachtung des Schädels eingeführt habe, ihm zuvorgekommen sei. Da ich die „Philosophie anatomique" nicht erlangen konnte, so gebe ich Geoffroys Vorstellung in der Form, in der Rathke ([32] pag. 118) sie dargestellt hat. „Wie man bei den Säugetieren durch den

äussern Gehörgang und die Trommelhöhle (Conduit auditif) zum Felsenbeine, das die wesentlichsten Teile des Gehörorganes einschliesst, hingelangt, so bei den Fischen durch die Kiemenhöhle. Gehörgang und Trommelhöhle der Säugetiere sind demnach der Kiemenhöhle der Fische analog. Zu der Trommelhöhle der Säugetiere gehören ferner vier verschiedene Knöchelchen (der Trommelfellring und die eigentlichen Gehörknöchelchen) und ebenso viele Knochenstücke bedecken bei den Fischen die Kiemenhöhle (Praeoperculum, Operculum, Interoperculum und Suboperculum). Es sind demnach dies die entsprechenden Teile von jenen." Später (1821 und 1823) hat auch Oken die gleiche Vorstellung angenommen. Nach Oken sollte das „Operculum" der Knochenfische dem Stapes, das „Suboperculum" dem Amboss, und das „Interoperculum" dem Hammer entsprechen. Das „Praeoperculum" wurde mit dem Tympanicum verglichen — eine Vorstellung, die übrigens auch noch später lange beibehalten worden ist. Diese Geoffroy-Okensche Anschauung von der Kiemendeckel-Homologie der Gehörknöchelchen wurde schon von den Zeitgenossen verworfen: Rudolphi ([23] pag. 138) bezeichnete sie als die grösste Willkür, Huschke (24) wies sie, soweit sie die Gehörknöchelchen betraf, zurück unter Hinweis auf die weitgehenden Wanderungen, die zur Erklärung der ganz verschiedenen Lage der für identisch gehaltenen Teile angenommen werden müssten, und schliesslich hat ihr Rathke ([32] pag. 117 ff.) vollends den Boden entzogen durch den Nachweis der ganz verschiedenen Entwickelung der mit einander verglichenen Teile. Dagegen wurde die Vorstellung von der Homologie der Kiemen- und Paukenhöhle von anderer Seite aufgenommen und fortgeführt.

Den soeben kurz skizzierten Bestrebungen lag die Vorstellung zu Grunde, dass bei allen Wirbeltieren die „Gehörknöchelchen-Kette" in toto gleichwertig sei, dass also z. B. die als einheitliches Stäbchen geschilderte Columella auris der Sauropsiden den vier resp. drei Elementen bei den Säugern (Hammer, Amboss, Linsenbein, Steigbügel) entspreche [1]).

Huxley (69) hat diese Vorstellung kurzweg als die Okensche bezeichnet und sie mag der Kürze halber diesen Namen behalten, nicht als ob Oken sie zuerst aufgestellt hätte, sondern weil damit auf eine Gesamt-Vorstellung vom Schädel hingewiesen wird, die ihre historische Bedeutung gehabt hat und in die jene Auffassung sich als ein integrierender Bestandteil einfügt.

---

1) Das Linsenbein, Os lenticulare s. Os orbiculare, ist früher stets als selbständiges Gebilde beschrieben worden. Neuerdings ist es allgemein als ein blosser Fortsatz, Processus lenticularis, des Amboss erkannt worden.

Glücklicher als Geoffroy war C. G. Carus mit den Ansichten, die er, ebenfalls 1818, in seiner „Zootomie“ über die Elemente des schallleitenden Apparates äusserte. Die Frage nach ihrer ersten Herkunft streift er wenigstens kurz mit dem Hinweis darauf, dass bei den Amphibien, die eine Ohrtrompete besitzen, die Rachenmündung derselben da liege, wo bei den Fischen sich die Kiemenöffnungen befinden und dass die Ohrtrompete somit „eine ursprüngliche Wiederholung der inneren Atmungsöffnung sei“. Welche Vorläufer dabei für die Gehörknöchelchen anzunehmen seien, wird nicht berührt, dagegen äussert Carus über deren Natur bei den Säugern eine sehr bemerkenswerte Ansicht: nur der Hammer und der Steigbügel sollen zusammen mit der Columella der niederen Vertebraten zu vergleichen sein, der Amboss dagegen wird erst bei den Säugern zwischen jene beiden eingeschoben, während er bei den niederen Vertebraten bis herauf zu den Vögeln noch in ganz anderer Lage und Funktion sich befindet: als Quadratbein (Carus, [18], pag. 148 u. 266). Damit hat Carus als Erster einen Gedanken ausgesprochen, der zwanzig Jahre später von Reichert aufs neue, freilich noch besser, begründet wurde: dass das Kiefergelenk der Säuger nicht ohne weiteres mit dem der niederen Vertebraten verglichen werden könne und das Quadratum, das noch bei den Vögeln den Unterkiefer trägt, bei den Säugern unter Änderung seiner Funktion in die Kette der Gehörknöchelchen eingetreten sei.

Zwei Jahre darauf (20) wurde noch eine andere Ansicht, die ebenfalls erst später durch Reichert definitiv begründet wurde, gewissermassen anticipiert. J. Fr. Meckel konstatierte die bedeutungsvolle Thatsache, dass beim menschlichen Embryo der noch knorplige Hammer sich in einen dünnen Knorpelstreifen fortsetzt, der vom vorderen Umfang seines Kopfes ausgeht, zwischen dem Felsenbein und dem Trommelfellring aus der Paukenhöhle hervortritt, „sich dicht an die innere Fläche des Unterkiefers legt und bis zu dem vorderen Ende desselben verläuft, wo er sich bisweilen, vielleicht immer, mit dem der anderen Seite unter einem spitzen Winkel vereinigt.“ Dieser Knorpel verknöchert nie, sondern verschwindet schon im achten Monat; der Processus anterior des Hammers entsteht dicht unter ihm, deutlich von ihm getrennt. Es dürfte nicht viele Entdeckungen im Gebiete der Wirbeltier-Morphologie geben, die eine so grosse Bedeutung erlangt haben, als die des geschilderten Knorpels, der denn auch zu Ehren seines Entdeckers die Bezeichnung „Meckelscher Knorpel“ erhalten hat. Die ganze Tragweite seines Fundes hat Meckel selbst schon in kurzen Worten zusammengefasst: „Dieser Knorpel ist insofern merkwürdig, als sich bei den Fischen, Amphibien und Vögeln ein völlig ähnlicher, vom hinteren Unterkieferstück in das vordere dringender, findet. Er sitzt hier

auf einem kleinen, an der inneren Fläche des hinteren Unterkieferstückes befindlichen Knochen und man darf daher diesen wohl nicht ohne Grund für ein Rudiment des Hammers bei diesen Tieren halten." Der Knochen der niederen Wirbeltiere, als dessen Verlängerung, wie Meckel angiebt, der Knorpel ausgeht, ist das sogenannte Articulare, und es waren somit durch Carus und Meckel schon zwei Glieder der menschlichen Gehörknöchelchen-Kette vermutungsweise auf Knochen des Kieferapparates niederer Vertebraten zurückgeführt: der Amboss auf das Quadratum, der Hammer auf das Articulare. Beide Vorstellungen kommen darin überein, dass sie eine Dyshomologie, eine verschiedene Zusammensetzung der schallleitenden Kette bei den verschiedenen Wirbeltieren aussprechen.

Die Frage nach den Vorläufern der Gehörknöchelchen bei den Fischen schien ihrer Lösung näher gebracht, und damit die in diesem Punkte zwischen den Fischen und den Amphibien bestehende Kluft überbrückt durch die schöne Entdeckung von E. H. Weber vom Jahre 1820. Weber fand nämlich bei einer Anzahl von Knochenfischen eine Verbindung des Gehörorganes mit der Schwimmblase, hergestellt durch eine Kette von drei, mit den drei vordersten Wirbeln verbundenen Knöchelchen, die er wegen ihrer Beziehungen zum Gehörorgan als Repräsentanten der menschlichen Gehörknöchelchen auffasste und dementsprechend benannte. Dagegen wies aber schon im nächsten Jahre, in der Isis von 1822, Huschke nach, dass die Knöchelchen eigentümlich metamorphosierte Wirbelanhängsel seien, und dadurch ihre Identität mit den Gehörknöchelchen zwar nicht ausgeschlossen, aber doch erst dann anzunehmen sei, wenn sich auch für die letzteren eine entsprechende Genese ergeben hätte. Die Folgezeit hat gelehrt, dass in der That die Knöchelchen des „Weberschen Apparates" der Knochenfische nichts mit den Gehörknöchelchen der höheren Vertebraten zu thun haben.

Huschke war es auch, der die schon von Geoffroy und C. G. Carus angedeutete Fährte weiter verfolgend, in Bezug auf Natur und Bedeutung der Teile des schallleitenden Apparates 1824 zu Vorstellungen gelangte, die zwar zunächst noch einen etwas nebelhaften Charakter besassen, aber doch den Keim zu den in den nächsten Jahren sich immer deutlicher konsolidierenden Anschauungen in sich bargen. Er sprach es geradezu aus, dass „die Paukenhöhle nur eine luftig gewordene Kiemenhöhle", das Trommelfell ein Überbleibsel des Kiemendeckels und vielleicht auch der Kiemenhaut, und das äussere Ohr die äussere, trichterförmig erhobene Haut des Kiemendeckels ist. In Bezug auf die Gehörknöchelchen zog er aber eine andere Konsequenz als Geoffroy: „Da, nach dem Bisherigen, die Paukenhöhle samt Eustachischer Trompete ihre Bedeutung und ersten

Ursprung in der Kiemenhöhle der Fische und Amphibien findet, so folgt von selbst, dass die in ihr enthaltenen knöchernen Teile nur Kiemenbögen sein können und dies sind die Gehörknöchelchen." Ja, noch bestimmter drückte Huschke sich aus: „Man muss ferner nicht denken, dass alle Kiemenbogen zusammenschmelzen und die Kette der Gehörknochen bilden; soviel ich jetzt aus meinen Beobachtungen schliessen kann, thun es bloss die zwei vorderen. Der erste bildet den Hammer, der zweite den Amboss, beide fliessen aber oben zusammen in ein Stück, den Steigbügel." Für das Verständnis dieser in der Litteratur oft citierten, aber, soviel ich sehe, meist falsch gedeuteten Stelle, ist darauf hinzuweisen, dass Huschkes Vorstellungen in erster Linie durch vergleichend-anatomische Erwägungen eingegeben waren und zunächst von den Kiemenbogen der Knochenfische ausgingen. Sein „erster Kiemenbogen" ist also wirklich der erste Kiemenbogen, nicht etwa der Zungenbeinbogen und noch viel weniger der Kieferbogen. Seine Anschauung, dass die Gehörknöchelchen die Rudimente der oberen Stücke der Fisch-Kiemenbogen sind, steht durchaus isoliert da; als wesensgleich mit einer der später aufgestellten Lehren konnte sie erst von dem Augenblick an erscheinen, als die Bezeichnung „Kiemenbogen" auch auf den Zungenbein- und Kieferbogen ausgedehnt wurde[1]).

Einen ungeheuren Schritt vorwärts auf dem Pfade wirklichen thatsächlichen Erkennens bedeutete es, als ein Jahr später, 1825, Heinrich Rathke bei Embryonen der Säuger (als Objekt diente das Schwein) in einem frühen Stadium an dem seitlichen Umfang der „Halsgegend" Spalten entdeckte, die er als die Homologa der Kiemenspalten bei den Fischen auffasste und dementsprechend benannte. C. Reichert, der mehrere Jahre später (1836) die Rathkesche Entdeckung zum Ausgang umfassender Untersuchungen machte, hat sich die Mühe genommen, schon in den Abbildungen und Beschreibungen älterer Autoren mehr oder minder

1) Es ist somit durchaus unrichtig, dass Huschkes Lehre von der Herkunft des Amboss sich mit der viele Jahre später (1869) durch Huxley aufgestellten decke, wie einige Autoren meinen. An dieser Thatsache ändert auch die Bemerkung auf pag. 45 (Huschke [24]) nichts: „Zugleich wird dadurch streng bewiesen, dass die Gehörknochenbildung dem Zungenbein, also den Kiemenbögen angehört" (mit Bezug auf die Anuren), denn: einerseits folgt gleich hinter diesen Worten ein Passus, der zwar an sich recht wenig klar ist, mit Berücksichtigung der Auseinandersetzungen auf pag. 10 und 11 aber nur so verstanden werden kann, dass Huschke in dem oberen Ende des Zungenbeinhorns ein Derivat eines wirklichen „Kiemenbogens" sieht, andererseits ergiebt die eben angeführte Auseinandersetzung auf pag. 10 und 11 sowie die Ausführung auf pag. 47, dass Huschke die Bezeichnung „Kiemenbogen" wirklich nur in dem eigentlichen strengen Sinne braucht, während er den Zungenbeinbogen mit dem Kiefersuspensorium zusammen als einen besonderen „Rippenbogen" betrachtet.



bestimmte Andeutungen der Kiemenspalten und Kiemenbogen der höheren Vertebraten aufzufinden. Er weist auf Abbildungen von C. Fr. Wolff, Sömmering, Bojanus hin und führt J. Fr. Meckel an, der bereits 1811 in einer nachmals berühmt gewordenen Abhandlung die Vermutung aussprach, dass in einer sehr frühen Periode vielleicht der Embryo der höheren Tiere mit inneren Kiemen versehen sei ([11], pag. 25). Dass schliesslich auch Huschke die Kiemenhöhle der Fische und Rudimente der Kiemenbögen bei höheren Wirbeltieren noch in den Teilen des Mittelohres erhalten glaubte, wurde bereits auseinandergesetzt.

Rathkes Entdeckung war die Veranlassung, dass in den folgenden Jahren eine ausserordentlich grosse Anzahl von Arbeiten sich mit den „Kiemenspalten" der Embryonen höherer Wirbeltiere beschäftigte. Rathke selbst hatte (25a) für den Schweineembryo vier solcher hinter dem Kopfe gelegener Spalten beschrieben, von denen er glaubte, dass sie von der äusseren Körperoberfläche bis in die Rachenhöhle durchgingen, also wirklich den Kiemenspalten der Fische entsprächen. Noch in demselben Jahre (25b) fand er sie als drei durchgehende Spalten beim Hühnchen; Huschke (27) und Baer (27a) bestätigten sie hier, lehrten aber zugleich noch eine von Rathke übersehene, vierte Spalte kennen, die vor der Rathkeschen ersten liegt. Auch beim Menschen wurden die Kiemenspalten gefunden (Rathke [27, 28b], Baer [27a], Burdach [28]), sowie bei anderen Säugern und bei Reptilien. Kurzum, sehr bald waren sie als allgemeines Merkmal der Embryonen aller über den Fischen stehenden Wirbeltiere erkannt.

Mehr Arbeit erforderte es, ihre Beziehungen zu den funktionierenden Kiemenspalten bei den Fischen einerseits und ihre, sowie der sie trennenden Substanzmassen Bedeutung für die höheren Wirbeltiere selbst klar zu stellen. Hinsichtlich der ersten Frage lag anfangs ein Grund zu Irrtum und Missverständnis in dem Umstand, dass bei den Fischen die zwischen dem Zungenbeinbogen und dem echten ersten Kiemenbogen gelegene Spalte als „erste Kiemenspalte" aufgefasst wurde, da man von einer vor dem Zungenbeinbogen gelegenen Spalte noch keine bewusste Vorstellung hatte. (Das Spritzloch der Selachier, das ihr entspricht, war zwar bekannt, wurde aber nicht als eine Kiemenspalte aufgefasst.) Es musste auch die Embryologie der Fische herangezogen werden, um hier die Spalte kennen zu lehren, die thatsächlich der „ersten Kiemenspalte" der Embryonen höherer Wirbeltiere entspricht.

Die Frage nach der Bedeutung der zwischen den trennenden Spalten gelegenen Substanzmassen (der „Kiemen", oder „Kiemenbögen") ist durch Rathke und K. E. v. Baer vorzüglich bearbeitet worden; sie kam zu einem erstmaligen Abschluss in Rathkes zusammenfassender Darstellung

vom Jahre 1832. Nach ihr treten bei allen Wirbeltieren (Amphioxus und die Cyclostomen ausgeschlossen) embryonal Spalten auf, die vom Schlund aus durchbrechen, und in den „Bogen", d. h. den Substanzmassen zwischen ihnen, entstehen typische Skelettstücke. Aus dem ersten, d. h. dem zwischen der Mundöffnung und der ersten Spalte gelegenen Bogen entsteht der Unterkiefer; aus dem zweiten Bogen bildet sich bei Knochenfischen der von Cuvier als Zungenbein bezeichnete Skelettbogen, bei höheren Wirbeltieren beteiligt er sich auch in erster Linie an der Bildung des Zungenbeines; aus den folgenden Bögen werden bei den Fischen die echten „Kiemenbögen", bei den höheren Wirbeltieren sind diese Bögen mehr oder weniger reduziert[1]).

Damit war allgemein festgestellt, was zuerst K. E. v. Baer für das Hühnchen nachgewiesen hatte: dass die beiden ersten embryonalen „Kiemenbogen" (I: zwischen Mundöffnung und erster Spalte, II: zwischen erster und zweiter Spalte) gar nichts mit den echten Kiemenbogen der Fische zu thun haben, da sie zur Bildung des Unterkiefers und des Zungenbeines in Beziehung stehen. Und diese Erkenntnis wurde später auch Veranlassung zu einer Änderung in den Bezeichnungen: Reichert ersetzte 1836 die Bezeichnungen Kiemenspalten und Kiemenbogen durch Visceralspalten und Visceralbogen, wofür H. Rathke dann 1839 Schlundspalten und Schlundbogen vorschlug.

In eine Beziehung zu Gebilden des Ohres wurden die Kiemenspalten zuerst gebracht durch Huschke, der ja schon früher von der Idee beseelt war, dass eine Einrichtung, wie der Kiemenapparat, der „zwei Drittel des Tierreichs hindurch geherrscht hat", „doch nicht durch eine Klasse, durch die der Amphibien, vollständig zu Nichts aufgelöst werden" könne ([26], pag. 619). Mehr in festem Vertrauen auf die Richtigkeit dieser Vorstellung, als gestützt auf richtige Beobachtung, brachte er die Rathkesche Entdeckung in Verbindung mit seiner früheren Anschauung von der Herkunft des Mittelohres und sprach (26), der Beobachtung vorgreifend, die Vermutung aus, „dass die erste Spalte, die Rathke bei Vögel- und Säugetierembryonen entdeckt hat, in das äussere Gehör- oder Trommelfellloch sich umwandle". Eingegeben war ihm diese Vermutung durch eine, allerdings unrichtige und phantastische Auffassung von der Metamorphose des

1) Ganz richtig ist das Obige insofern nicht, als nach Rathke bei den Knochenfischen aus dem ersten Bogen sowohl der Unterkiefer als auch das Zungenbein entsteht. Aber schon Rathke folgerte, dass der „erste Bogen" der Knochenfische eben dem ersten und zweiten der höheren Wirbeltiere entspreche. Thatsächlich hat Rathke damals nur die trennende erste Spalte nicht gekannt, die erst später gefunden wurde. Schon 1839 (Entw.-G. der Natter) erwähnt er sie.

Kiemenapparates beim Frosche, aus der er aufs neue die Überzeugung schöpfte, dass die Kiemenhöhle der kiemenatmenden Tiere sich bei den lungenatmenden in die Paukenhöhle, die Kiemenbögen aber sich in die Gehörknöchelchen umwandelten.

Diese Anschauung hat nun Huschke im Laufe der nächsten Jahre mehrfach modifiziert. Dazu gab Anlass zunächst ein Befund von wirklich thatsächlicher Bedeutung, den er 1826 auf der Naturforscher-Versammlung in Dresden behandeln konnte (Isis 1827): er fand, dass beim Hühnchen vor den drei durch Rathke beschriebenen Spalten noch eine vorderste Öffnung vorhanden ist, die „aber nicht Kiemenöffnung, sondern äusserer Gehörgang ist, sodass hierdurch noch mehr bewiesen wird, dass diese Öffnung ebenfalls in den Branchialspalten ihre ersten Entwürfe besitze". In einer durch Rathkes Widerspruch veranlassten Entgegnung wird dieser Fund und seine Auffassung aufs neue festgehalten (28), zugleich aber deutet Huschke nun an, dass auch die Ohrtrompete vielleicht allein aus dem inneren Abschnitt der von ihm entdeckten Spalte hervorgehe, während früher die Paukenhöhle der gesamten Kiemenhöhle und die Ohrtrompete der „allgemeinen inneren Öffnung" derselben verglichen wurde. Die letzte Revision dieser Anschauung führte dann dazu, das ganze System: Ohrtrompete, Paukenhöhle, äusserer Gehörgang, bei den Vögeln auf die erste embryonale Kiemenspalte allein zurückzuführen (31; ausführlicher 32). Dass Huschke nun die von ihm entdeckte Spalte wirklich „erste Kiemenspalte" nennt, dürfte durch die in der Zwischenzeit erfolgten Veröffentlichungen von K. E. v. Baer begründet sein. Auch in Bezug auf die Frösche hatte Huschke seine Ansicht dahin geändert, dass die vor dem ersten Kiemenbogen liegende Öffnung in den Paukenapparat verwandelt werde.

Die Vorstellung, dass die embryonalen Kiemenspalten der höheren Wirbeltiere etwas mit dem mittleren oder äusseren Ohre zu thun hätten, erfuhr zunächst Widerspruch durch Rathke (1828), der jene von Huschke beschriebene vorderste Öffnung überhaupt nicht finden zu können erklärte. Zugleich that aber Rathke hier den bemerkenswerten Ausspruch: „Ist jenes Loch aber wirklich vorhanden, so entspricht es höchst wahrscheinlich den Schläfenlöchern, die bei mehreren Haifischen vorkommen, und aus denen ich ebenfalls solche Cilien, wie aus den eigentlichen Kiemenspalten, habe heraushängen sehen." Damit ist denn zuerst ein Zusammenhang ausgesprochen, der sich in der Folgezeit als thatsächlich vorhanden herausgestellt hat: die Beziehung des Spritzloches der Selachier (denn das sind die „Schläfenlöcher" Rathkes) zu den Gebilden des Mittelohres bei

den höheren Vertebraten. Freilich bedurfte es noch vieler Arbeit, ehe diese Erkenntnis in voller Klarheit zum Durchbruch gelangte.

Am entschiedensten trat K. E. von Baer (in Meckels Archiv 1827, in Burdachs Physiologie und in der Entwickelungsgeschichte der Tiere 1828) gegen die Vorstellung auf, dass die erste von Huschke gefundene Kiemenspalte (deren Existenz er beim Hühnchen bestätigte) etwas mit dem Ohre zu thun habe. Diese Spalte schliesst sich vielmehr nach Baers Vorstellung wieder, und dann erst bilden sich Ohrtrompete und Paukenhöhle als eine neue Ausbuchtung vom Rachen aus, der äussere Gehörgang aber als eine Hauteinsenkung.

Die Darstellung Baers war so überzeugend, das Burdach (28) daraufhin, wiewohl ungern, die Vorstellung von einer Beziehung zwischen erster Kiemenspalte und Gehörorgan fallen liess. Huschke hielt trotzdem, wie gezeigt, an dem Gedanken fest, und 1832 sprach sich auch Rathke dafür aus. In seinem schon erwähnten Werke finden sich auf die Paukenhöhle bezügliche Bemerkungen an zwei Stellen: nach der einen wird beim Schaf die erste Spalte zur Ohrtrompete, Paukenhöhle und zum äusseren Gehörgang umgewandelt, nach der anderen hat dagegen beim Frosch keine der Spalten etwas mit der Paukenhöhle zu thun; diese ist hier eine selbständige Ausstülpung des Rachens.

Mit der ersten dieser beiden Beobachtungen hatte also Rathke die von ihm selbst zuerst bekämpfte Ansicht Huschkes bestätigt. Bald darauf (35) äusserte sich auch noch ein anderer Forscher in ähnlichem Sinne: Valentin. Doch glaubt Valentin, dass nur die Ohrtrompete durch direkte Umwandlung des inneren Abchnittes der ersten Visceralspalte entstehe, während die Paukenhöhle erst ein sekundärer Auswuchs derselben sei und der äussere Gehörgang gar nichts mit der ersten Spalte zu thun habe.

Um schliesslich noch der Gehörknöchelchen zu gedenken, so hatten dieselben in all' diesen Debatten keine nennenswerte Rolle gespielt. Abgesehen von einigen kurzen Bemerkungen Huschkes, in denen er auf die schon 1824 begründete Kiemenbogentheorie zurückkommt, hat nur Rathke 1832 mit entschiedener Stellungnahme gegen diese Theorie sich geäussert, und die Entwickelung der Gehörknöchelchen beim Frosch wie beim Schaf verfolgt. Als Ergebnis fand er, dass der Stapes der Säuger wahrscheinlich, ebenso wie das Operculum und die Ohr-Columella des Frosches, eine Bildung der Labyrinthwand sei, Hammer und Amboss aber eine mit dem Meckelschen Knorpel gemeinsame Anlage besässen. In ähnlicher Weise sprach sich Valentin (35) aus.

3. Die Darstellung von Reichert (1836, 1837, 1838).

Vieles von dem, was im vorigen Abschnitt bereits als das Beobachtungs- und Denkergebnis einer Anzahl von Forschern dargestellt ist, geht heute gewöhnlich unter Reicherts Namen. Ist das, dem Gesagten zufolge, auch nicht ganz berechtigt, so wird es doch erklärlich dadurch, dass Reichert in seinen drei grossen Schriften die bisher vorliegenden Einzelbeobachtungen gesammelt und mit einer Fülle neugefundener Thatsachen zu einem Ganzen harmonisch verschmolzen hat.

Zunächst war es eine zweckmässige Neuerung, dass Reichert für die embryonalen Spalten und Bogen der höheren Wirbeltiere, von denen ja jedenfalls die zwei vordersten nichts mit Kiemenbogen zu thun haben, die Bezeichnungen Visceralspalten und Visceralbogen[1]) (für den Halbbogen jeder Seite den Namen „Visceralfortsatz") vorschlug. Dagegen muss wohl seine Auffassung, dass „Visceralbogen" und „Kiemenbogen" ganz verschiedenartige Gebilde seien, als ein Rückschritt gegenüber Rathke angesehen werden.

Grundlegend sind aber die Anschauungen geworden, die Reichert über die Genese der Mittelohrgebilde bei Säugern und Vögeln geäussert hat. In Bezug auf die Herkunft der Ohrtrompete, Paukenhöhle und des äusseren Gehörganges kommt er zu dem gleichen Resultat wie Huschke und Rathke: alle drei Räume entstehen bei Vögeln und Säugern durch Umwandlung der ersten Visceralspalte. Aus einer Verschlussmasse, durch die die Spalte in einen äusseren und einen inneren Abschnitt geteilt wird, entsteht das Trommelfell. Dagegen ist es bei Anuren die zweite Spalte, die sich in die Paukenhöhle umwandelt, da sich hier, wie bei den Fischen, die erste Spalte[2]) sehr früh wieder schliesst.

Noch bedeutungsvoller sind die Thatsachen, zu deren Kenntnis Reichert bei Feststellung der Genese der Hartgebilde innerhalb der Visceralbögen gelangte. Reichert fand für Säuger und Vögel, dass in den Visceralbögen[3]), in denen anfangs eine Sonderung in einzelne Gewebe oder Organe nicht möglich ist, sich „knorpelartige Visceralstreifen" herausdifferenzieren, die mannigfaltige Metamorphosen durchmachen. Der Visceralstreifen des ersten Bogens auf jeder Seite zerfällt in drei Teile,

---

[1]) Bemerkt sei dabei, dass schon Burdach (28; z. B. pag. 454) die Bezeichnung „Visceralbogen", allerdings für ganz andere Gebilde, braucht.

[2]) Diese war, wie oben bemerkt, Rathke noch unbekannt geblieben.

[3]) Er lässt bei Säugern und Vögeln, offenbar ganz ungerechtfertigter Weise, nur drei Visceralbogen gelten, bei Fischen und Amphibien gar nur zwei. (Bei diesen folgen dahinter die „Kiemenbögen".)

von denen der oberste gar keinen Anteil an der Bildung der Gehörknöchelchen hat, während aus dem zweiten (mittleren) Abschnitt der Amboss, und aus dem dritten, längsten Stück der Hammer und der Meckelsche Knorpel hervorgehen. Anfangs sind diese beiden vereint und erst später tritt die Abtrennung des Hammers ein, wobei aber ein kurzes Stück des Meckelschen Knorpels als Processus anterior (Folianus) am Hammer sitzen bleiben soll. Der übrige Teil des Meckelschen Knorpels unterliegt der Resorption. Der Meckelsche Knorpel konnte danach nicht mehr als ein „Fortsatz" des Hammers beschrieben werden, sondern: der Hammer ergab sich als eine Differenzierung am oberen Ende des Meckelschen Knorpels.

Auch der Visceralstreifen des zweiten Bogens macht wichtige Veränderungen durch. Seine Substanz zerfällt in drei Stücke, von denen das obere verschwindet, das mittlere kleinste „in dem Labyrinth gleichsam vergraben wird" und sich zum Steigbügel umwandelt, während das dritte, längste, einen Knorpelstab bildet, dem Koelliker (79) nach seinem Entdecker den Namen „Reichertscher Knorpel" gegeben hat. Dieser Knorpel trennt sich ganz von dem Steigbügel ab und verwächst an seinem oberen Ende mit der Labyrinthkapsel. So gewinnt er Anteil an der Bildung des Kanales für den N. facialis (des Fallopischen Kanals). Sein unteres Ende tritt in Verbindung mit dem dritten knorpligen Visceralstreifen. Der Reichertsche Knorpel bleibt beim Menschen nicht kontinuierlich: sein oberer Abschnitt verknöchert und bleibt als Proc. styloideus in Verbindung mit dem Schläfenbein (nach Reicherts Anschauung würde das oberste Ende des Reichertschen Knorpels zur Eminentia pyramidalis der Paukenhöhle); der sich anschliessende mittlere Teil wird zu einem Bande (Lig. stylo-hyoideum) und der unterste Teil schliesslich stellt das kleine Horn des Zungenbeins dar. Aus der ursprünglichen Verbindungsmasse zwischen Stapes und Reichertschem Knorpel soll der M. stapedius werden. — Der Streifen des dritten Visceralbogens schliesslich nimmt an der Bildung der Gehörknöchelchen keinen Anteil, sondern bildet mit seinen unteren Abschnitten Körper und grosses Horn des Zungenbeines, während die oberen Abteilungen verschwinden. — Bei den Vögeln zerfällt der erste Streifen ebenfalls in drei Stücke, von denen der mittlere zum Quadratum wird, während von dem untersten der obere Teil als Gelenkstück des Unterkiefers verknöchert, der Rest zum Meckelschen Knorpel wird, der später auch der Resorption anheimfällt. Der Streifen des zweiten Visceralbogens zerfällt in zwei Stücke, von denen das obere zur Ohr-Columella wird, das untere zum grossen Teil verkümmert und nur in Form des kleinen knorpligen vor-

deren Hornes des Zungenbeines übrig bleibt. Der dritte Visceralbogen endlich bildet mit seinem unteren Abschnitte das hintere Horn des Zungenbeines.

Mit diesen Feststellungen, durch die für jeden der drei Visceralbogen ein Visceralstreifen als charakteristische Bildung erkannt, und die Derivate dieser Streifen ermittelt waren, sind aber die für uns wichtigen Thatsachen der Reichertschen Schrift noch nicht erschöpft. Die Bildung des Unterkiefers und seines Gelenkes gehört ebenfalls hierher. Reichert hat ferner noch festgestellt, dass bei den Säugern von dem Meckelschen Knorpel, als dessen proximaler Abschnitt sich der Hammer ausbildet, nichts in die Bildung des bleibenden Unterkiefers übergeht, dass letzterer vielmehr sich aussen von dem Knorpelstreifen anlegt, geradezu ein Grund für das Verschwinden des Knorpels ist und durch einen selbständig entwickelten Gelenkfortsatz sich mit dem Schläfenbein verbindet. Im Gegensatz dazu steht das Verhalten bei den Vögeln. Hier wird der mittlere Teil des ersten Visceralstreifens nicht zum Amboss, sondern zum Quadratum, und der Anfangsteil des Meckelschen Knorpel verknöchert und bleibt als Gelenkstück des Unterkiefers zeitlebens erhalten.

Im übrigen wird aber auch bei den Vögeln die Hauptmasse des Unterkiefers aus Knochenplatten gebildet, die sich aussen und innen von dem vorderen Teil des Meckelschen Knorpels anlegen, während dieser selbst (bis auf das genannte Gelenkstück) resorbiert wird.

Die Konsequenzen, die sich aus diesen ontogenetischen Beobachtungen in vergleichender Hinsicht ergeben mussten, hat Reichert im nächsten Jahre (1838) in einer grösseren Abhandlung gezogen. Hier sprach er es direkt aus, dass der Amboss der Säuger dem Quadratum der niederen Wirbeltiere, der Hammer aber dem Gelenkstück des Unterkiefers entspreche. Das Kiefergelenk der niederen Wirbeltiere ist danach im Hammer-Amboss-Gelenk der Säuger zu suchen; der Unterkiefer der Säuger war daher genötigt, eine andere, neue gelenkige Verbindung zu suchen, und der von ihm aus entstehende Gelenkfortsatz stellt sie her, indem er sich an das Schläfenbein anlegt. Was den Stapes anlangt, so wäre dieser nach Reichert als Abkömmling des zweiten Visceralstreifens der Columella der niederen Vertebraten (Anuren, Reptilien, Vögel) homolog, — wobei aber das Operculum der Amphibien als ein labyrinthäres Element nicht den Gehörknöchelchen zugezählt wird. Auch die Frage, ob sich die Ohr-Columella nicht noch weiter, auf Skelettstücke der Fische, zurückverfolgen lasse, hat sich Reichert vorgelegt. Er glaubt die Columella wiederzufinden in dem kleinen Knöchelchen, das bei den Knochenfischen das obere Ende des Zungenbeines an das Kiefersuspensorium befestigt, dem „Pro-

cessus styloideus“ der damaligen, dem „Stylohyale“ oder wohl auch „Interhyale“ der jetzigen Nomenklatur. Diese Auffassung stand in Einklang mit der, die er von der Natur des Kiefer-Aufhänge-Apparates der Knochenfische hatte. Die drei Stücke, aus denen derselbe besteht, und die in der Cuvier-Hallmannschen Nomenklatur die Namen: Quadratum (Temporale Cuviers), Jugale, Symplecticum führten, hielt er zusammen für Repräsentanten des Quadratbeines der anderen Wirbeltiere, also für das obere Stück des Kieferbogens. Der sogenannte Processus styloideus des Zungenbeines der Knochenfische war ihm dann das obere Stück des zweiten Visceralbogens, also = Columella = Stapes. Wir werden in einem nächsten Abschnitte zu zeigen haben, wie später durch Huxley und Gegenbaur eine ganz andere Auffassung des Kiefer-Suspensoriums bei den Knochenfischen begründet wurde, und sich dadurch die Auffassung von dem Fisch-Homologon der Ohr-Columella notwendigerweise ändern musste.

Reicherts Auffassung:

	I. Bogen	II. Bogen	Labyrinthkapsel
Säuger	Malleus. Incus.	Stapes	
Sauropsiden	Articulare. Quadratum.	Columella	
Amphibien		Columella der Anuren	Operculum d. Anuren
Knochen-Fische		Proc. styloideus	

4. Die Lehre vom tubo-tympanalen Raum in der Zeit seit Reichert.

Kurz sei hier zunächst der Entwickelungsgang skizziert, den die Huschke-Rathke-Reichertsche Lehre von der Abstammung des äusseren Gehörganges und des tubo-tympanalen Raumes (d. h. Tuba auditiva und Cavum tympani) aus einer Kiemenspalte durchgemacht hat. Wie oben erwähnt, stand zu Reicherts Zeiten die Sache so, dass für das Hühnchen und für Säuger die Entwickelung des äusseren und mittleren Ohr-Raumes aus der ersten Visceralspalte behauptet wurde; die Paukenhöhle des Frosches sollte dagegen nach Reichert aus der zweiten Spalte entstehen. Die noch Rathke unbekannte erste Visceralspalte der Fische war durch Reichert in ihrer embryonalen Existenz festgestellt; dass sie bei irgendwelchen Formen dauernd erhalten bliebe, war nicht bekannt. Nur hatte Rathke

die von Huschke entdeckte erste Kiemenspalte der Vögel, die er aber selbst damals als Kiemenspalte noch nicht anerkannte, vermutungsweise den Schläfenlöchern (d. h. den Spritzlöchern) der Elasmobranchier gleichgestellt. Eine ähnliche Vermutung äusserte Baer [28c] pag. 313): „Ob man nicht unter den Knorpelfischen bei den Selachiern und Stören die sogenannten Spritzlöcher für äussere Gehörgänge zu halten hat? Oder sind sie nur die vordersten Kiemenspalten? Rathke sah aus ihnen Kiemenfasern vorragen, was ich bestätigt finde.“ Geklärte Anschauungen über diese Punkte äussert Rathke in seiner Entwickelungsgeschichte und in den Vorträgen zur vergleichenden Anatomie (61 und 62). Danach verwächst die vorderste Visceralspalte bei den meisten Fischen, nämlich bei allen mit Ausnahme der Störe und derjenigen Plagiostomen, welche sogenannte Spritzlöcher oder Schläfenkanäle haben, vollständig; dagegen bildet sich in ihnen bei den Säugetieren, Vögeln und bei den meisten Reptilien und einigen Anuren ein leichter Verschluss, und dieser entwickelt sich zu dem Trommelfelle; der nach innen von diesem liegende Teil der ersten Spalte wandelt sich zum Cavum tympani und der Ohrtrompete um, der äussere Abschnitt wird zum äusseren Gehörgang, wofern der Verschluss der ersten Spalte in der Tiefe und nicht ganz oberflächlich erfolgte. Auch für den menschlichen Embryo schilderte Koelliker (61) die Entstehung des äusseren und des mittleren Ohr-Raumes aus der ersten Visceralspalte, sodass diese Spalte nunmehr für alle Vertebraten, die überhaupt jene Hülfsorgane des Ohres besitzen, als deren Mutterboden anerkannt war.

Eingeschaltet sei hier, dass in der Zwischenzeit auch die erste Entstehung der Visceral- oder Schlundspalten genauer verfolgt war; man hatte (Remak 1852—55) erkannt, dass es Aussackungen des Darmrohres (Schlundtaschen, Schlundfalten) sind, die nach aussen durchbrechen. Die Unterscheidung dieser entodermalen Schlundtaschen von den seichten rinnenförmigen Einsenkungen der Haut, die ihnen entgegenkommen („äussere Kiemenfurchen“) erhielt später eine erhöhte Bedeutung durch die noch zu erwähnende Entdeckung von His (1881), nach der ein wirklicher Durchbruch der Spalten der Regel nach nicht erfolgt.

Die oben erörterten Vorstellungen von der Bedeutung der ersten Visceralspalte für die Entstehung des Mittelohres und des äusseren Gehörganges wurden durch Arbeiten aus der Mitte der siebziger Jahre erheblich alteriert. Goette erklärte (75), in Übereinstimmung mit der Reichertschen Auffassung, dass bei den Anuren die erste Schlundfalte zu Grunde gehe, und, wo bei den Anuren eine Paukenhöhle vorhanden sei, diese sich aus der zweiten Schlundfalte bilde. Urbantschitsch (77) machte für das Kaninchen die auffallende Angabe, dass der tubo-tympanale Raum nichts

mit der ersten Visceralspalte zu thun habe, sondern eine Seitenbucht der primitiven Mundbucht darstelle und somit noch in das ektodermale Gebiet falle. Hunt (77) liess beim Schwein die Paukenhöhle als Ausbuchtung des Rachens entstehen und auch für das Hühnchen wurde durch Moldenhauer (77a) der tubo-tympanale Raum nicht auf die erste Visceralspalte, sondern auf eine besondere Rinne der Rachenwand zurückgeführt. Diesen Angaben gegenüber hielt Koelliker (79) auf Grund erneuter Untersuchungen daran fest, dass die Paukenhöhle und Ohrtrompete der Säuger sich unzweifelhaft unter Beteiligung der ersten Visceralspalte bilden, wenn auch nicht als direkte Umwandlung, so doch aus einer sekundär entstehenden Verlängerung derselben. C. K. Hoffmann bestätigte 1884 diese Schilderung Koellikers und dehnte ihre Gültigkeit auch auf Reptilien und Vögel aus. Bei Säugern, Vögeln und Reptilien entwickelt sich nach ihm die Tuba und Paukenhöhle aus einem nach aussen, oben und vorn gerichteten Fortsatz der ersten Kiementasche (Canalis tubo-tympanicus), der vollkommen der Spritzlochkieme bei den Selachiern und der embryonalen Spritzlochkieme bei den Knochenfischen entspricht, „wie aus seiner Lage zwischen dem N. trigeminus und dem N. acustico-facialis, die vollständig mit der der Fische übereinstimmt, deutlich hervorgeht." Auch Tuttle (83/84) sprach sich für die Säuger ähnlich aus.

Aufs Neue widersprochen wurde dieser Darstellung durch Gradenigo (87). Ähnlich wie Urbantschitsch giebt er an, dass der tubotympanale Raum bei Säugern und Mensch sich aus einem besonderen Raume der Rachenhöhle bilde, dass aber die erste Visceralspalte sich vollständig schliesse. Nur weicht er darin von Urbantschitsch ab, dass er jenen Nebenraum dem entodermalen Gebiete des Vorderdarms zuschreibt: er liegt zwischen dem ersten und zweiten Visceralbogen einerseits und der lateralen Wand des Schädels andererseits. Im gleichen Jahre äusserte sich auch Kastschenko für die Säuger dahin, „dass das mittlere Gehörorgan keineswegs aus der ersten Schlundspalte, sondern infolge der Verengung des Seitenteiles des embryonalen Schlundes entsteht". Zu einem Abschluss dürfte die Frage, wenigstens soweit die Säuger in Betracht kommen, wohl durch die Arbeit von Piersol (88) gebracht sein, der an der Hand von Modellen fand, dass sich das mittlere Ohr aus drei verschiedenen Teilen entwickelt: aus einer Rinne des Rachens, aus der ersten Schlundtasche und aus einer Schlunderweiterung, die den Rest der dorsalen Spitze der zweiten Schlundtasche aufnimmt. Danach ist also von einer direkten Umwandlung der ersten Schlundtasche in den Mittelohrraum keine Rede, aber doch bildet die erste Schlundtasche den Ausgang für denselben. Ich komme im speziellen Teil noch auf die Piersolsche Ar-

beit zurück. Auch die Bildung des äusseren Gehörganges und des Trommelfelles hat sich im Laufe der Zeit als ein Vorgang herausgestellt, der sich erheblich komplizierter abspielt, als man früher meinte. Nach Reichert sollte die zuerst durchgängige erste Visceralspalte in ihrer Mitte verschlossen werden, diese anfangs sehr dünne Verschlussplatte die Grundlage für das Trommelfell abgeben, und der aussen von ihr bleibende Abschnitt der ersten Spalte zum äusseren Gehörgang werden. In Bezug auf das Trommelfell gelangten die Untersucher bald zu der Überzeugung, dass dessen Gebiet ein viel ausgedehnteres ist, als dass es aus der embryonalen Verschlussplatte der ersten Spalte hervorgehen könne. Schon Moldenhauer (77a) war zu ganz anderen Anschauungen in Bezug auf das Hühnchen gelangt. Nach ihm hat der äussere Gehörgang ebensowenig etwas mit der ersten Kiemenspalte zu thun als der tubo-tympanale Raum. Die Substanzanlage des späteren Trommelfelles ist ein grösserer, an die erste Kiemenspalte angrenzender Bezirk des ersten Visceralbogens, dessen Flächenausdehnung anfänglich unbestimmt, und dessen Gebiet an der Aussenfläche des Körpers durch keinerlei Besonderheiten ausgezeichnet ist. In die Tiefe versenkt wird dieses Gebiet durch Hügelbildungen in seiner Umgebung, d. h. auf dem ersten und zweiten Visceralbogen. Auswachsen dieser Hügel bildet den äusseren Gehörgang. Die Verdünnung jener anfangs dicken Substanzmasse ist ein allmählich sich abspielender Vorgang, im Gefolge der Ausweitung der Paukenhöhle. Ähnlich schilderte auch Koelliker (79) die Vorgänge für die Säuger. Eine weitere Modifikation der Vorstellungen, die bis dahin über die Natur der embryonalen Visceralspalten bei den Amnioten gäng und gebe waren, wurde veranlasst durch Befunde von His (81), aus denen dieser Forscher folgerte, dass bei Vögeln und Säugern, incl. des Menschen, ein eigentlicher Durchbruch der „Spalten" der Regel nach gar nicht erfolge, sondern dass die letzteren vielmehr immer durch die sogenannten Verschlussplatten geschlossen bleiben. Die Verschlussplatten werden durch zwei epitheliale Schichten, das Entoderm der von innen her kommenden Schlundtasche, und das Ektoderm der äusseren Furche gebildet.

Es ist klar, dass durch diese Angaben von His die Lehre von den Beziehungen der ersten Visceraltasche zu Gebilden des Ohres nicht direkt alteriert wurde; auch die bisherigen Anschauungen hatten ja mit einer oberflächlich gelegenen Verschlussplatte der ersten „Visceralspalte" gerechnet, die auftrete, bevor das Trommelfell sich bildet, und das Neue, was His' Entdeckung dem Bekannten hinzufügte, war nur, dass diese Verschlussplatte nicht erst sekundär entsteht, sondern sich im Anschluss an das Auswachsen der Schlundtasche ausbildet. Ich kann daher auch

etwas summarisch über die mannigfachen Äusserungen, in denen die verschiedenen Forscher seitdem zu dieser Frage Stellung genommen haben, hinweggehen. Während eine Anzahl Forscher sich His anschlossen (Born [83], Koelliker [84], Piersol [88] u. a.) wurden von anderen (Rückert [84], de Meuron [86], Kastschenko [87], Liessner [88] u. a.) offene Visceralspalten teils bei Säugern, teils bei Vögeln beschrieben. Bei Lacerta vivipara fand Liessner die beiden ersten Spalten in der Regel, die dritte selten, die vierte ausnahmsweise offen; die fünfte Visceraltasche gelangt dagegen wahrscheinlich nie zum Durchbruch. In einer historisch-kritischen Betrachtung über die Kiemenspalten kommt Jacoby (95) zu dem Schluss, dass bei Vögeln und Säugern wahrscheinlich, wie His es will, der Verschluss der Visceralspalten die Regel bildet, während das gelegentliche Durchreissen einer Verschlussplatte intra vitam wohl möglich ist. Mit diesem Ergebnis glaube ich mich an dieser Stelle um so mehr zufrieden geben zu können, als ja, wie gesagt, die ganze Frage für das uns interessierende Thema nur von untergeordneter Bedeutung ist.

Die von Goette (75) wieder vertretene ältere Anschauung von Reichert, nach der bei den Fröschen nicht die erste, sondern die zweite Visceraltasche sich zur Paukenhöhle umwandle, ist erst in jüngster Zeit (98) durch Spemann widerlegt worden, sodass nunmehr für alle Wirbeltiere, die eine Paukenhöhle besitzen, die Anteilnahme der ersten Visceraltasche an der Bildung derselben zum mindesten wahrscheinlich ist. Wobei freilich nicht verkannt werden soll, dass die Sauropsiden daraufhin noch nicht sehr eingehend untersucht wurden, und dass die letzte ausführliche Darstellung der Paukenhöhlenentwickelung bei den Vögeln (Moldenhauer) die Beteiligung der ersten Kiemenspalte in Abrede stellt.

5. Die Lehre von den Gehörknöchelchen in der Zeit nach Reichert.

a) Von Reichert bis Peters. (1838—1867.)

Die in einem früheren Abschnitt dargestellte Lehre Reicherts ist bis heute in den meisten Punkten in Anerkennung und Geltung bei der Mehrzahl der Forscher geblieben — eine Thatsache, die um so bemerkenswerter ist, als Reicherts Untersuchungsmethoden im Vergleich zu den heutigen höchst primitive waren. Eine sehr wichtige Stütze war es schon für sie, dass im nächsten Jahre H. Rathke selbst sie annahm (39) und für die Natter die Entstehung des Os quadratum und des Meckelschen Knorpels aus dem ersten, die der Ohr-Columella aus dem zweiten Visceral-

bogen nachwies. Rathke führte dabei auch neue Bezeichnungen ein, die seitdem häufig gebraucht werden: für die Visceralspalten die Bezeichnung: „Schlundöffnungen“ oder „Schlundspalten“, für die zwischen ihnen gelegenen und aus allen drei Keimblättern bestehenden Substanzmassen den Namen: „Schlundbogen“, und schliesslich für die Gewebsverdichtungen innerhalb der Bogen: „Schlundschienen“ ([39] pag. 29).

Auch Bischoff acceptierte 1842 die Reichertsche Lehre. Eine Modifikation nahm jedoch in dem gleichen Jahre A. F. Günther vor, indem er angab, dass der Stapes nicht aus dem zweiten, sondern aus dem ersten Visceralbogen entstände, und zwar als Fortsatzbildung vom Amboss aus. Durch Günther wurde also der erste Visceralbogen für den Mutterboden aller drei Gehörknöchelchen der Säuger erklärt. Indessen ist diese Angabe niemals in Aufnahme gekommen.

Auf der anderen Seite fehlte es freilich nicht an Zweifeln gegenüber der Reichertschen Lehre. So scheint Joh. Müller unter deren Gegnern gewesen zu sein, wie sich einmal aus dem Zeugnis von Peters ([67] pag. 726) ergiebt, andererseits aus der Thatsache, dass Müller im II. Bande seiner Physiologie (pag. 415) für die drei Teile der Ohrcolumella beim Frosche die Bezeichnungen Hammer, Amboss, Steigbügel gebraucht.

In den nächsten Jahren tritt das Interesse an unserem Thema etwas zurück; dagegen machte die Lehre vom Aufbau des gesamten Kopf-Skelettes bedeutende Fortschritte. Aus Anfängen, die in Arbeiten von Arendt (22), Baer (26), Dugès (36) niedergelegt, von Reichert (38) in seiner grossen Arbeit weitergeführt und von Rathke (39) zu einem erstmaligen zusammenfassenden Abschluss gebracht waren, entwickelte sich die Lehre von dem Primordialkranium (Jacobson 1842) und den doppelten Kategorien knöcherner Elemente, die in den Aufbau des Schädels eingehen. Ein umfassender Aufsatz von Koelliker, vom Jahre 1849, giebt nicht nur eine kritische Sichtung der bis dahin über den fraglichen Gegenstand veröffentlichten Litteratur, sondern legt auch in grossen Zügen die Gesichtspunkte dar, die fernerhin für die Betrachtung der Wirbeltierschädel massgebend sein müssen. Danach zerfallen bei allen Wirbeltieren die Schädelknochen in zwei Kategorien, die als primäre und sekundäre bezeichnet werden. Die primären gehen aus dem knorpeligen Primordialkranium hervor, sind knorpelig präformiert, die sekundären, auch als Beleg- oder Deckknochen zu bezeichnen, entstehen ohne Beteiligung des primordialen Knorpelschädels. Dieser Unterschied erlangt eine wichtige Bedeutung beim Vergleiche von Schädelknochen bei verschiedenen Wirbeltieren. „Wo es sich von der anatomischen Bedeutung eines Knochens und nicht von seiner Verrichtung handelt“, sagt Koelliker, „bleibt immer

die Genese das oberste Kriterium, und daher können in der vergleichenden Osteologie nur primäre Knochen mit primären, Deckknochen nur mit Deckknochen verglichen werden.“ Nun haben freilich die weiteren Untersuchungen ergeben, dass dieses vor 50 Jahren aufgestellte Schema nicht als so starr aufgefasst werden darf, wie es nach jenen Worten vielleicht scheinen könnte; indessen ist doch, wenn auch vielleicht in etwas anderer Formulierung, jener Unterschied in der Hauptsache beibehalten worden. Es würde diesen Aufsatz aber gar zu sehr ausdehnen, wollte ich auch auf die historische Entwickelung dieser Frage noch genauer eingehen.

Für die Frage nach den Skeletteilen des schallleitenden Apparates hatte die Aufstellung dieser Gesichtspunkte grosse Bedeutung. Bevor Reichert mit Bestimmtheit den Amboss der Säuger für das Quadratbein der übrigen Wirbeltiere erklärte, waren über den Verbleib des letzteren bei den Säugern die verschiedensten Ansichten geäussert worden. Geoffroy, Spix und Cuvier hatten das Os tympanicum der Säuger dafür erklärt, und es lässt sich nicht leugnen, dass die Beziehungen beider Skeletteile zum Trommelfell manche Ähnlichkeiten besitzen. Viele andere Forscher hatten sich Cuviers Ansicht angeschlossen, u. a. noch im Jahre 1837 der treffliche Hallmann. Dagegen glaubten Bojanus, und mit ihm Oken, Huschke (24), Tiedemann, Platner u. a., das Quadratbein als den abgelösten Gelenkteil der Schläfenbeinschuppe der Säuger auffassen zu müssen. Mit solchen Vorstellungen brach Reichert 1837, indem er den Amboss mit dem Quadratbeine der Vögel identifizierte, und durch die erwähnte genauere Unterscheidung der knöchernen Skelettelemente des Schädels erfuhr seine Ansicht eine sehr bedeutende Stütze und Begründung. Denn es ergab sich eben, dass das Tympanicum wie das Squamosum der Säuger zu den Deckknochen gehören, während das Quadratbein embryonal knorpelig vorgebildet ist, ja bei niederen Wirbeltieren (Amphibien) sogar zeitlebens knorpelig bleibt. In diesem Charakter stimmte aber wieder das Quadratbein mit dem Amboss ebenso überein wie der Hammer mit dem Articulare der niederen Vertebraten, und das alles konnte nur zur Bestätigung der Reichertschen Ansicht dienen. Damit war denn auch festgestellt, dass das Kiefergelenk der Säuger durchaus nichts mit dem der übrigen Wirbeltiere zu thun habe: das Kiefergelenk der Wirbeltiere bis zu den Vögeln incl. ist ein Quadrato-Articular-Gelenk, befindet sich also zwischen zwei primordialen Knochen, das Kiefergelenk der Säuger aber ist ein Squamoso-Dental-Gelenk; es liegt zwischen zwei Deckknochen, dem Squamosum und dem Dentale. Letzteres ist ein Belegknochen am äusseren Umfang des Meckelschen Knorpels; es ist auch bei den übrigen Wirbeltieren vorhanden, aber noch nicht an der Gelenkbildung beteiligt. Das

Kiefergelenk der niederen Vertebraten ist im Hammer-Amboss-Gelenk der Säuger zu suchen.

Bei der Übereinstimmung, mit der die Entwickelungsgeschichte wie die vergleichende Anatomie der dargestellten Auffassung das Wort redeten, darf es nicht Wunder nehmen, dass der Gegenstand eine Zeitlang fast verlassen wurde. Aus der ersten Hälfte der fünfziger Jahre sind wohl nur die Untersuchungen von C. Bruch (1852) zu nennen, die die Entwickelungsgeschichte des Knochensystems auf breiter Basis behandeln, und in denen somit auch die Genese der Gehörknöchelchen, des Unterkiefers u. s. w. zur Sprache kommen. Es mag hier genügen, anzuführen, dass Bruch durchaus auf dem Boden der oben entwickelten Anschauungen steht. Dasselbe ist übrigens, wie gleich noch erwähnt sei, auch noch in einer späteren Darstellung Bruchs der Fall (63—67).

Dass das allgemeine Interesse für den Schädel und alle seinen Aufbau betreffenden Fragen wieder mehr erweckt wurde, darf wohl als eine Folge jener berühmten Croonian Lecture vom Jahre 1858 aufgefasst werden, in der Th. Huxley mit der bis dahin geltenden Lehre vom Aufbau des Kopfskelettes aus Wirbeln definitiv brach und zugleich in genialen Strichen die Umrisse einer vergleichenden Anatomie des Wirbeltier-Schädels zeichnete. Hier, und ebenso in den Lectures on the Elements of comparative Anatomy vom Jahre 1864, die eine weitere Ausarbeitung des in der Croonian Lecture behandelten Stoffes darstellen, erscheint auch die Lehre von den Skelett-Elementen, die zum schallleitenden Apparat gehören, und zwar im wesentlichen in der durch Reichert geschaffenen Form. Nach einer Richtung hin aber hat Huxley sie weiter geführt und ergänzt: dadurch dass er Klarheit in die Lehre von der Zusammensetzung des Unterkiefer-Suspensorial-Apparates der Knochenfische brachte und damit überhaupt das Verständnis für das Verhalten der beiden ersten Visceralbogen bei den Fischen anbahnte. Huxley konstatierte, dass der Suspensorialapparat der Knochenfische embryonal aus zwei Stücken bestehe, von denen er in dem vorderen den Palatoquadratknorpel, in dem hinteren den Suspensorialknorpel der Haie erkannte. Letzteren nannte er nunmehr Hyomandibularknorpel, die beiden aus ihm entstehenden Knochen: Os hyomandibulare und Os symplecticum. (Os quadratum und Os symplecticum der früheren Nomenklatur.) Auch den „Proc. styloideus" lässt Huxley aus dem Hyomandibularknorpel entstehen, was, nach Parkers späteren Beobachtungen, nicht richtig ist. Aus dem vorderen Stück des Suspensorialapparates, dem Palatoquadratum gehen hervor: das Tympanicum Cuviers (Metapterygoid Huxleys), das Jugale Cuviers (Quadratum

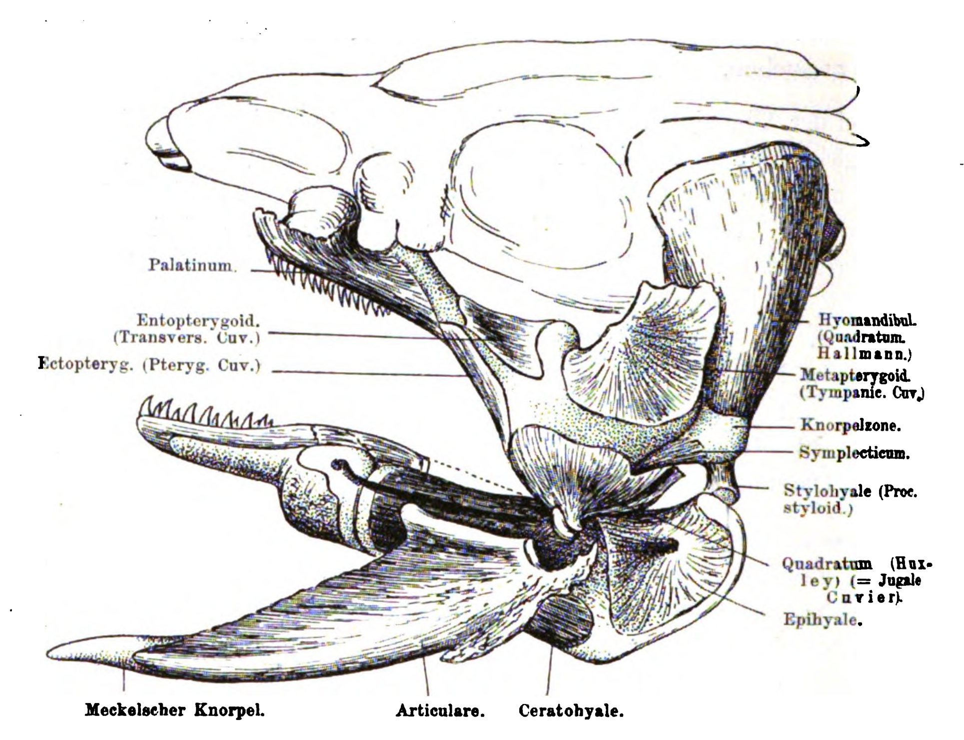


Fig. 1.

Kiefer- und Zungenbein-Apparat eines erwachsenen Lachses. Die oberflächlichen Knochen (am Unterkiefer das Dentale) sind entfernt. Nach W. K. Parker (73).

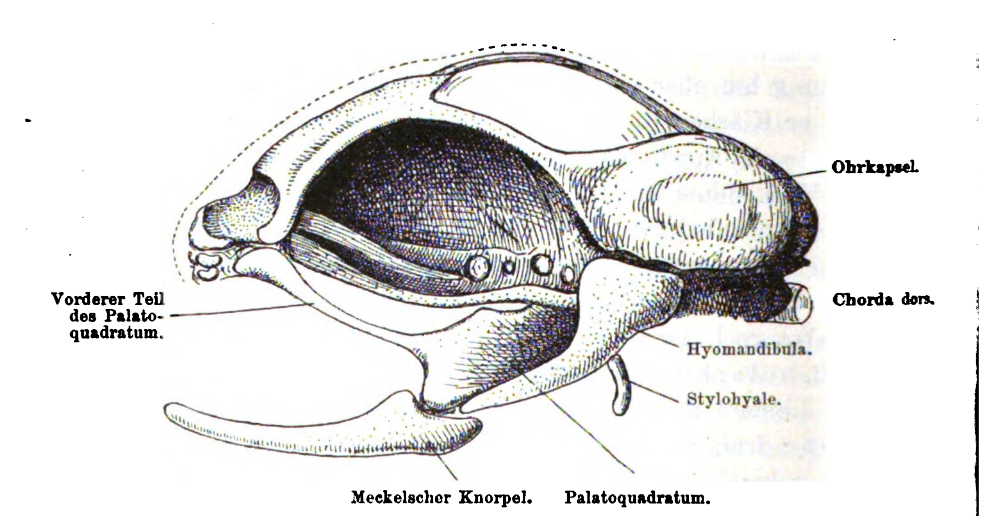


Fig. 2.

Seitliche Ansicht des Primordialschädels eines Lachs-Embryos. Nach W. K. Parker (73).

Huxley; es ist das Gelenkstück), das Palatinum, Pterygoid und Transversum Cuviers (s. Figg. 1 und 2).

Über die Zugehörigkeit des Hyomandibularknorpels zu einem der beiden ersten Visceralbogen äussert sich Huxley vorsichtig; hatte er ihn auch schon durch den gewählten Namen gewissermassen als ein beiden Bogen gemeinsames Stück hingestellt, so deutet er doch auch an, dass er möglicherweise allein zum zweiten Bogen gehöre. Es mag hier, um diesen Punkt zum Abschluss zu bringen, vorweg genommen werden, dass einige Jahre später (1870) Gegenbaur in der zweiten Auflage seiner „Grundzüge" den Hyomandibularknorpel mit Bestimmtheit dem Zungenbeinbogen als oberes Stück zuschrieb.

Auch in betreff der Frage, welchem Skelettstück der Knochenfische die Ohrcolumella der niederen Vertebraten gleichzusetzen sei, hat Huxley nur die verschiedenen Möglichkeiten erwogen, ohne sich für eine bestimmte Ansicht zu entscheiden. Da auch für ihn der Hammer = Articulare, der Amboss = Quadratum war, so lag die Möglichkeit vor, dass der Stapes, resp. die Columella dem Symplecticum entspreche, das sich ja auch mit dem Quadratum verbindet. Andererseits konnte die Verbindung des Os hyomandibulare mit dem Schädel vielleicht dafür sprechen, dass in diesem Knochen das Homologon des Stapes zu suchen sei. Gerade über diese Frage äusserte sich Gegenbaur, der in den übrigen Punkten auf demselben Standpunkte steht wie Huxley, bestimmter (70), indem er das Hyomandibulare für den Stapes erklärt, während das Symplecticum vielleicht als Vorläufer des „Os lenticulare" aufzufassen sei. — Huxleys und Gegenbaurs Ansichten weichen somit nur in Bezug auf die vergleichende Morphologie des Stapes von denen Reicherts ab, schlossen sich aber in den anderen Punkten, so besonders in der Auffassung der Zugehörigkeit der einzelnen Elemente zu den Visceralbogen, an jene an. Die Reichertsche Angabe, dass bei den Amphibien ein Operculum als selbständiges labyrinthäres Element vorkomme, ist aber weder von Huxley noch von Gegenbaur näher gewürdigt worden. Und doch sollte gerade diese Thatsache später noch recht bedeutungsvoll werden, und Huxley selbst hat sie später zum Gegenstand seiner Untersuchung gemacht.

So hatte Huxley 1858 die alte Reichertsche Lehre wieder zu Ehren gebracht und weiter geführt. Eine bald darauf erschienene embryologische Arbeit von Magitot und Robin (62) widersprach jener Anschauung zwar insofern, als darin nur für den Hammer die Abstammung vom ersten Visceralbogen zugegeben, für die beiden anderen Gehörknöchelchen aber eine selbständige, von anderen Skeletteilen unabhängige Entstehung behauptet wurde, aber trotzdem hielt Huxley auch 1864 in den

Lectures, wie schon bemerkt, sowie auch 1867 in seiner berühmten „Klassifikation der Vögel", an Reicherts Anschauung fest. Und als eine Bestätigung derselben musste es erscheinen, als 1867 Günther bei der Hatteria punctata eine kontinuierliche Verbindung des Hyoid-Hornes mit der Ohr-Columella nachwies. Denn hier schien ja die von Reichert nur im Embryonalleben bei Vögeln und Säugern beobachtete Verbindung der Columella mit dem zweiten Visceralbogen zeitlebens vorhanden und konnte als ein Beweis für die genetische Zusammengehörigkeit beider Teile aufgefasst werden. Allerdings ist gerade diese Beobachtung seitdem wiederholt der Anlass zu Kontroversen gewesen, wie sich noch zeigen wird.

b) Die Arbeiten von Peters 1867--1874.

Eine erhebliche Alteration der bestehenden Anschauungen wurde herbeigeführt durch Mitteilungen, die der Berliner Zoolog Peters in den Jahren 1867—1874 der Berliner Akademie der Wissenschaften machte, und die in den Monatsberichten der genannten Akademie zum Abdruck kamen. Sie bedeuteten eine völlige Umwälzung, eine Rückkehr zu längst überwundenen Vorstellungen. Das ist nun freilich nicht ihr bleibender Erfolg geblieben, und in Bezug auf die Säuger ist nach einigem Hin- und Herschwanken die alte Reichertsche Lehre wieder hergestellt worden, wenn auch dieser und jener Autor sich noch ablehnend gegen sie verhält.

Kurz gesagt, erklärte Peters wieder, auf Grund von Befunden an Monotremen, Marsupialiern und Sauropsiden, das Os tympanicum der Säuger für das Quadratum der Vögel und Reptilien, und musste daher auch die gesamte Gehörknöchelchen-Kette der Säuger in toto der Gesamt-Columella der Sauropsiden gleich setzen. An dieser nun lehrte er zwei Abschnitte unterscheiden, von denen er den inneren dem Säuger-Stapes, und den äusseren dem Malleus homologisierte. Den Amboss fasste er als verschwunden auf, und erklärte das in der Weise, dass er, in retrograder Betrachtung von dem hoch entwickelten Säuger-Zustand ausgehend, die Vögel an die Schnabeltiere anschloss, bei denen der Amboss „bereits" rudimentär sei. Zur Gewissheit ward ihm die Richtigkeit dieses Vergleiches dadurch, dass er bei verschiedenen Sauropsiden, besonders den Krokodilen, eine knorpelige Verbindung des äusseren Columella-Abschnittes mit dem Unterkiefer gefunden zu haben glaubte. Diese konnte dann sehr gut dem „Meckelschen Fortsatz" des Säuger-Malleus verglichen werden. Die von Günther zuerst beobachtete und bald darauf von Huxley (69) bestätigte Verbindung des äusseren Columella-Abschnittes mit dem Zungenbeinhorn bei Sphenodon, erklärte Peters (74) für sekundär.

c) Die Huxleysche Darstellung von 1869.

Unter den von Peters ermittelten Thatsachen waren einige, wie die eigentümliche Verbindung des äusseren Abschnittes der Columella auris mit dem Meckelschen Knorpel bei den Krokodilen, die allerdings, wofern sie richtig waren, die Reichertsche Theorie zwar nicht gerade als unmöglich hingestellt, aber doch schwer erschüttert hätten und zum mindesten aufs neue beweisbedürftig machten. Dies empfand auch Gegenbaur, als er in der damals gerade zum Abschluss kommenden zweiten Auflage seiner Grundzüge ([70], pag. 636) eine erneute Untersuchung der Metamorphosen der Visceralbogen als durch die Peterssche Einsprache wünschenswert erklärte. Und kein Geringerer als Huxley nahm die sofortige Prüfung der Petersschen Argumente auch wirklich vor. Huxley hatte sich, wie oben erwähnt, noch in seinen Elements 1864 auf den Boden der Reichertschen Angaben gestellt, Hammer und Amboss dem ersten, den Stapes dem zweiten Visceralbogen zugeschrieben und dementsprechende Vergleiche gezogen. Indessen erkannte auch er damals die Notwendigkeit neuer Untersuchungen auf diesem Gebiete an. Nunmehr führte er selbst diese durch und kam dabei (69) einerseits zu einer völligen Zurückweisung der Vorstellung von Peters, aber doch auch in einem wesentlichen Punkte zu einer anderen Auffassung als Reichert: während Reichert den Malleus und Incus dem ersten und den Stapes allein dem zweiten Bogen zuschreibt, gehört nach Huxleys neuer Darstellung allein der Malleus zum ersten, Incus und Stapes aber zum zweiten Bogen. Spezieller lautet das Resultat des Vergleiches zwischen der Sauropsiden-Columella und den Säuger-Gehörknöchelchen folgendermassen. Die Columella der Sauropsiden gehört zum Hyoidbogen und entspricht dem Stapes plus Incus der Säuger. Bei den Sauropsiden ist der Incus-Abschnitt zu sehen in dem Teil der Columella, der den Namen Suprastapediale führt. Beide Teile, Stapes und Suprastapediale sind aber bei Sauropsiden noch kontinuierlich verbunden, während bei Säugern zwischen beiden ein Gelenkspalt besteht. Die Columella der Sauropsiden besitzt noch einen dritten Abschnitt „Extrastapediale“, der die Verbindung mit dem Trommelfell vermittelt. Dieser geht bei den Säugern zu Grunde. Der Malleus der Säuger entspricht dem Quadratum der Sauropsiden. Ein Articulare kommt bei den Säugern nicht vor. Bei den Fischen entspricht die Hyomandibula der Columella der Sauropsiden, also auch dem Incus plus Stapes der Säuger. Folgende Tabelle macht dies anschaulicher.

Huxley (69):

	I. Bogen	II. Bogen
Säuger	Malleus	Incus und Stapes
Sauropsiden	Quadratum	Columella; der suprastapediale Abschnitt = Incus
Fische		Hyomandibula

d) Die Darstellung von W. K. Parker (1871—1885).

Vergleicht man aufmerksam die Schilderung, die Huxley in seinem 1871 erschienenen „Manual" von den Teilen des schallleitenden Apparates giebt, mit der Darstellung vom Jahre 1869, so wird man sich der Empfindung nicht erwehren können, dass sich in den zwei Jahren eine Änderung seiner Ansichten wenigstens angebahnt hatte. Denn wenn auch die gleichen Schemata an beiden Stellen gegeben werden, so spricht sich Huxley im „Manual" doch sehr zurückhaltend über die Herkunft des Stapes und der Columella aus. Unter Columella versteht Huxley hier nur den inneren Abschnitt der Sauropsiden-Columella und stellt ihm das supracolumellare oder suprastapediale Stück des Zungenbeinbogens gegenüber. Letzteres soll, wie früher, dem Incus entsprechen, aber zugleich auch allein dem Hyomandibulare der Fische. Der Stapes der Säuger und die eigentliche Columella der Sauropsiden (nach Abzug des Suprastapediale) sind identische Gebilde, für die ein Homologon bei den Fischen fehlt. Wo kommt also die Columella resp. der Stapes her? Huxley hat es vermieden, hier auf diesen Punkt einzugehen.

Man darf in diesem Schwankendwerden Huxleys wohl eine Folge der im Jahre 1871 erschienenen Arbeit von W. K. Parker über den Froschschädel erblicken, deren Erscheinen Huxley selbst schon 1869 angekündigt hatte und von deren Resultaten er schon persönlich durch Parker unterrichtet war. Diese Arbeit, wenngleich recht viele Beobachtungs- und Deutungsfehler in ihr untergelaufen waren, hat doch einen grossen Einfluss auch auf die weitere Entwickelung der Lehre von den Gehörknöchelchen gehabt. Parker bestätigte nämlich die an sich schon alte Beobachtung, dass beim Frosch das Operculum, d. h. die die Fenestra vestibuli verschliessende Knorpelplatte nicht in kontinuierlichem Knorpelzusammenhang mit der Columella stehe und fand für diese Gebilde

auch eine verschiedene Genese: das Operculum sollte aus der anfangs knorpelig geschlossenen Ohrkapsel sekundär quasi herausgeschnitten werden, die Columella aber vom Zungenbeinbogen sich abgliedern. Notwendigerweise musste sich die Vorstellung aufdrängen, dass das Operculum der Anuren wegen seiner Beziehung zur Fenestra vestibuli dem Stapes der Säuger entspreche, und Parker hat dies auch direkt geäussert. Dann aber war es wahrscheinlich, dass auch der Säuger-Stapes ein labyrinthäres Element sei und auf diese Überlegung ist wohl die oben erwähnte vorsichtige Haltung Huxleys in betreff des Stapes resp. der Columella zurückzuführen.

Beide Forscher, Huxley und Parker, haben in den nächsten Jahren die sich aufdrängenden Zweifel zu lösen gesucht und sind dabei zu ähnlichen Resultaten gelangt. Parker wandte sich direkt dem Säugerschädel zu und begründete 1874 in einer grösseren Abhandlung über den Schweineschädel eine neue Auffassung von den Teilen des schallleitenden Apparates, in der neben Huxleys Auffassung von dem hyalen Ursprung des Incus auch seine eigene von der labyrinthären Abstammung des Stapes, die nun auch für die Säuger behauptet wird, eine Stelle findet. Seine Anschauung vermittelt die folgende Tabelle.

Parker 1874:

Malleus	Incus	Stapes
Erster Bogen	Zweiter Bogen	Labyrinthkapsel

Aus weiteren Untersuchungen, die sich auf alle Wirbeltierklassen erstreckten, ergab sich dann schliesslich die Vorstellung, die in der 1877 erschienenen Morphology of the Skull von Parker und Bettany niedergelegt ist. Danach ist der Stapes das älteste Element und labyrinthärer Abkunft; er tritt zuerst als Operculum bei den Amphibien auf. Bei den Anuren gesellt sich eine Columella hinzu, die der Fisch-Hyomandibula (einem „Pharyngo-hyale“) homolog ist, also dem Hyalbogen zugerechnet werden muss. Beide Teile bleiben hier getrennt. Dasselbe ist bei den Säugern der Fall: der labyrinthäre Stapes ist getrennt von dem hyalen Incus, welch' letzterer also der Anuren-Columella und somit der Hyomandibula entspricht. Anders steht die Sache bei den Sauropsiden: hier verschmelzen Stapes (Operculum) und Columella zu der einheitlichen kurzweg sogenannten „Columella“, an der der stapediale (labyrinthäre) Teil die Fussplatte bilden hilft, während der hyale Abschnitt den

extralabyrinthären Teil bildet. Der Malleus der Säuger entspricht, wie bei Huxley, dem Quadratum.

Die nachfolgende Tabelle wird auch dies illustrieren; es ist besonders darauf zu achten, dass bei Parker „Stapes“ und „Columella“ verschiedene Dinge sind.

Parker 1877:

	I. Bogen	II. Bogen	Labyrinthkapsel
Säuger	Malleus	Incus	Stapes
Sauropsiden	Quadratum	Extralabyrinthärer Teil der Columella	Teil der Fussplatte der Columella
Anuren	Quadratum	Columella	Operculum
Urodelen	Quadratum	Stiel des Operculum (wenn vorhanden)	Operculum
Knochen-Fische	Quadratum	Hyomandibulare und Symplecticum	Vacat
Selachier		Hyomandibula (Pharyngohyale)	

Auch Huxley hat, wie sich aus einigen Bemerkungen in Parkers Arbeiten ergiebt, den Gegenstand in den nächsten Jahren nicht aus den Augen verloren, leider aber nur sehr wenig darüber veröffentlicht. Dieses Wenige beschränkt sich auf Amphibien (74, 75). Huxley ist es gewesen, der zuerst jeden Zusammenhang der Frosch-Columella mit dem Zungenbeinbogen während der Ontogenese leugnete und die Columella wie das Operculum der Frösche als Bildungen erklärte, die von der Ohrkapsel aus ihre Entstehung nehmen. Trotzdem aber hielt er es doch aus vergleichenden Überlegungen für möglich, dass die Columella und das Operculum der Amphibien ursprünglich dem Zungenbeinbogen als oberer Abschnitt (Hyomandibulare) angehörten. In dieser Auffassung sind ihm später noch manche andere Forscher gefolgt. Über die Sauropsiden-Columella wie über die Säuger - Gehörknöchelchen hat Huxley, soweit mir bekannt, nichts mehr veröffentlicht, sodass wohl kein Beleg dafür vorhanden ist, ob durch jene Befunde beim Frosch seine allgemeine Ansicht irgend eine Änderung erfahren hat.

Dass durchaus nicht alle Autoren sich auf die Seite der neuen Huxley-Parkerschen Theorie stellten, sondern eine ganze Anzahl, vor allen Dingen in Deutschland, an der Reichertschen Lehre in der Form, zu der sie durch Gegenbaur (1870) weiter gebildet war, festhielt, mag

hier noch kurz angeführt werden. So werden die Homologien: Malleus = Articulare, Incus = Quadratum, Stapes = Columella = Hyomandibulare + Symplecticum, weiter vertreten durch Hasse ([73], Nr. XV, XVII).

e) Von der „Morphology of the Skull" bis heute.

Die weitere Geschichte der Lehre von den Gehörknöchelchen, vom Erscheinen der „Morphology of the Skull" (1877) bis heute, weist zwar eine sehr grosse Menge von Arbeiten auf; wirkliche Klarheit ist durch diese aber in vielen Punkten auch heute noch nicht erzielt. Bei der Vielheit der Publikationen ist das weitere Einhalten einer chronologischen Reihenfolge unthunlich, und es wird besser sein, kurz die Entwickelung der Einzelfragen zu verfolgen. Die Hammer-Amboss-Frage ist im Laufe der Zeit wieder zu dem Zustand zurückgeführt worden, in den sie bereits durch Reichert gebracht war, d. h. für diese beiden Knöchelchen wird von der Mehrzahl der Autoren jetzt wieder die Zugehörigkeit zum ersten Visceralbogen und damit die alte Homologie (Hammer = Articulare, Amboss = Quadratum) vertreten.

Zuerst trat Koelliker (79) wieder mit Entschiedenheit dafür ein, ihm haben sich Salensky (80), Rabl (87), Gradenigo (87), Baumgarten (92), Dreyfuss (93), Zondek (95), und endlich Broman (98, 99) angeschlossen. Dieselbe Auffassung vertreten die Lehrbücher von Bonnet (91), Hertwig, Wiedersheim (98), Schultze (98), Gegenbaur (98) u. A. Demgegenüber ist die Huxley-Parkersche Annahme von dem hyalen Ursprung des Amboss nur noch einmal von Fraser vertreten worden; Parker selbst hat sie (85) fallen gelassen. Isoliert steht die Ansicht von Gruber (78), dass Hammer und Amboss sich nicht aus den Visceralbögen, sondern aus derselben Bildungsmasse bilden, aus der sich die Labyrinthkapsel entwickelt. In gewisser Hinsicht auf ähnlichem Standpunkt steht Siebenmann (94).

Viel unsicherer ist die „Stapesfrage", auch dadurch viel komplizierter, dass sie in hohem Masse von den widersprechenden Befunden und Deutungen der „Columella" niederer Vertebraten beeinflusst wird. Den labyrinthären Ursprung des Stapes vertrat Gruber (77), die Herkunft vom Zungenbeinbogen: Rabl (87), Baumgarten (92), Zondek (95), Jacoby (95, nicht mit Sicherheit), Hegetschweiler (98), Broman (98, 99). Andere Untersucher verhielten sich reserviert in der Abgabe eines Urteiles, oder sprechen geradezu dem Stapes eine gewisse Selbstständigkeit zu: Koelliker (79), Salensky (80), Fraser (82), Staderini (91), Dreyfuss (93). Wie für Hammer und Amboss, so nimmt Sieben-

mann (94 und 97) auch für den Stapes eine selbständige, von den Visceralbögen unabhängige Entstehung an.

Bei dieser Sachlage ist es nicht verwunderlich, dass auch der Versuch gemacht wurde, zwischen den sich widersprechenden Ansichten zu vermitteln: v. Noorden und Gradenigo begründeten 1887 die Lehre vom doppelten Ursprung des Säuger-Stapes. Die Fussplatte sollte ein Teil der Ohrkapsel sein, die Schenkel sollten dem Zungenbeinbogen entstammen. Diese Ansicht ward vielfach angenommen (Hertwig [93], Wiedersheim [98]).

Sehr viel weniger eifrig wurde die Entwickelung der in Frage kommenden Teile bei niederen Wirbeltieren kultiviert, und abgesehen von Parker, der auch nach 1877 noch eine grosse Anzahl Wirbeltierschädel in ihrer Ausbildung verfolgte, ist wenig hierher Gehöriges zu nennen.

Von Bedeutung wurde Stöhrs Darstellung der Entwickelungsgeschichte des Urodelenschädels (79), da aus ihr sich unzweifelhaft ergab, dass das Operculum der Urodelen nur ein abgeschnürter Teil der Labyrinthkapsel sei. Auch Wiedersheim war 1877 zu einem ähnlichen Resultat gekommen, das ja, in Bezug auf das Operculum der Anuren, durchaus nicht mehr neu, sondern schon von Huschke, Rathke, Reichert, Parker erlangt worden war. Die von Stöhr (79) geäusserte Vermutung, dass bei einer Columella, die aus einem Operculum und einem Stiel besteht, der letztere vielleicht dem Zungenbeinbogen entstammt, und somit eine derartige Columella eine zusammengesetzte Bildung sei, eine Vermutung, die in der „Morphology of the Skull" 1877 schon als Thatsache proklamiert war, ist von Parker noch in mehreren Spezialarbeiten (1880: Saurier und Schildkröten, 1883: Krokodile) als zu Recht bestehend erklärt worden. Für die Anuren haben Villy (90), Killian (90) und ich selbst (93) bestätigt, dass das Operculum eine rein labyrinthäre Bildung sei, die Columella aber aus einem Strange entsteht, der anfangs von der Labyrinthkapsel zum Quadratum zieht und von der Ohrkapsel aus verknorpelt. Vorher schon (89) hatte C. K. Hoffmann berichtet, dass bei Lacerta agilis zwei genetisch verschiedene Teile die Columella auris zusammensetzen, ein innerer labyrinthärer (Otostapes) und ein äusserer hyaler (Hyostapes). Damit schien eine Analogie gegeben mit dem Verhalten des Säuger-Stapes, wie es v. Noorden und Gradenigo geschildert haben, und zugleich konnte die Saurier-Columella zwischen die rein labyrinthäre Anuren-Columella und den Säuger-Stapes als vermittelndes Glied gestellt werden. Die C. K. Hoffmannsche Auffassung von der doppelten Zusammensetzung der Saurier-Columella habe ich selbst (93 und 98) unterstützt durch den Hinweis, dass durch sie der Verlauf der Chorda tympani bei den Sauriern eine Erklärung finden würde. Spezielle ontogenetische Untersuchungen über die Sauropsiden-Columella

sind seit C. K. Hoffmann nicht veröffentlicht worden, doch äusserte Killian 1890 die Vermutung, dass nur der proximale Teil der Sauropsiden-Columella mit dem Stapes der Säuger einerseits und der Columella der Anuren andererseits verglichen werden dürfe, und erklärte all die genannten Gebilde für unabhängig vom Zungenbeinbogen. Allen den zuletzt genannten Anschauungen (von Huxley, 1869, an) liegt die Vorstellung zu Grunde, dass das Kiefergelenk der Säuger eine Articulatio squamoso-dentalis ist, im Gegensatz zu der Articulatio quadrato-articularis der übrigen Wirbeltiere, und dass bei den Säugern das Quadratum in irgend einer Form in die Gehörknöchelchen-Kette eingetreten ist.

Neben den bisher genannten Arbeiten sind aber in den letzten sechzehn Jahren noch einige Abhandlungen erschienen, die mehr zusammenfassende Darstellungen und Ansichten über die ganze Gehörknöchelchen-Frage enthalten, und zwar zum Teil in ganz anderem Sinne.

Paul Albrechts Auseinandersetzungen (83, 84) betreffen einerseits die Gehörknöchelchen, andererseits die Bedeutung des Kiefergelenkes. In Bezug auf die Gehörknöchelchen wird seine Ansicht bestimmt durch die Thatsache, dass bei den Anuren (wenigstens bei manchen derselben) statt der einheitlichen Ohr-Columella vier Stücke zu unterscheiden sind, die er ohne weiteres und ohne irgendwie sich auf eine Begründung einzulassen, den vier Stücken bei den Säugern (Hammer, Amboss, Linsenbein, Steigbügel) homologisiert. Da nun ferner die vier Stücke der Anuren, seiner Ansicht nach, der einfachen Columella der Sauropsiden entsprechen, so muss letztere auch wieder in toto der Gehörknöchelchen-Kette der Säuger homolog sein. Auch auf die Knochenfische wird der Vergleich ausgedehnt: Stapes + Lenticulare + Incus entsprechen zusammen dem Hyomandibulare, der Malleus dem Symplecticum. In letzter Instanz ist also die ganze schallleitende Kette hervorgegangen aus einer Differenzierung der Hyomandibula der Knorpelfische. Der extramandibuläre Teil des Meckelschen Knorpels, der beim Säuger-Embryo sich zwischen dem Hammer und dem intramandibulären Teil des Meckelschen Knorpels findet und der in ähnlicher Weise auch bei Sauropsiden zwischen der Columella und dem Meckelschen Knorpel vorkommen soll, wäre aufzufassen als ein verknorpeltes Ligamentum hyomandibulo-mandibulare, wie es auch bei Haifischen vorkommt.

Die ganze Gehörknöchelchenkette zählt Albrecht dem Kieferbogen zu, als dessen oberes Stück er die Hyomandibula der Selachier betrachtet. In Bezug auf das Kiefergelenk folgert dann Albrecht, dass dasselbe bei allen Gnathostomen die gleiche Bedeutung habe und zwar die einer Articulatio quadrato-articularis. Das Articulare bilde bei Säugern den Gelenk-

fortsatz des Unterkiefers, das Quadratum stecke im Schläfenbein und bilde den unteren Teil der Squama temporalis mit dem Processus zygomaticus[1]. Als Hauptbeweis hierfür führt Albrecht einen Befund an einem ganz pathologischen Kinderschädel an, an dem die linke Squama temporalis durch eine Quernaht in zwei übereinander liegende Hälften geteilt war. Der untere Teil mit dem Processus zygomaticus würde dem Quadratum entsprechen[2].

Hat nun auch Albrecht für seine Vorstellung nicht einen einzigen irgendwie stichhaltigen Beweis angeführt, so ist doch seine Anschauung ganz unverdientermassen in Aufnahme gekommen und sogar von einigen anderen Autoren weiter ausgebildet worden, wenn auch mit einigen Modifikationen.

Zunächst glaubte Dollo (83) der Albrechtschen Lehre eine ganz besondere Stütze zu verleihen durch Entdeckung des eigentlichen „Malleus" der Lacertilier. Als solchen beschrieb er den knorpligen Teil, mit dem sich bei den Lacertiliern die Columella in das Trommelfell einfügt. Auch die Vorstellung, dass das Quadratum der Säuger durch die Pars zygomatica des Squamosums repräsentiert werde, fand bei ihm Bestätigung. Als Beweis für die Hammer-Natur des Insertionsteiles der Columella dienten ihm die Form, Lage und Verbindung des betreffenden Teiles.

Auch Baur (86, 87, 88) trat für die Hammer-Bedeutung des äusseren knorpeligen Abschnittes der Sauropsiden-Columella ein, auf Grund der Untersuchung von Lacertiliern und von Sphenodon. Die Verbindung der Columella von Sphenodon mit dem Zungenbeinbogen erklärte er für sekundär, die bei Tarentola annularis gefundene Verbindung des äusseren Columella-Knorpels mit dem Unterkiefer (die schon Peters bei verschiedenen Sauropsiden, besonders beim Krokodil, beschrieben und, wie gezeigt, sehr hoch bewertet hatte) nahm er gleich Peters als Beweis für den mandibularen Ursprung des äusseren Columella-Abschnittes. Hinsichtlich des Kiefergelenkes teilt Baur die Ansicht von Albrecht, dass der Gelenkteil des Squamosums mit dem Processus zygomaticus des Säuger dem Os quadratum der Sauropsiden entspreche. Die Spitze des Processus zygomaticus sei wahrscheinlich ein Os quadrato-jugale. Zum Beweise dieser Ansicht stellt er dem pathologischen Kinderschädel von Albrecht den Schädel eines totgeborenen Tigers an die Seite, bei dem am rechten

[1]) Wie in einem früheren Abschnitt erwähnt, war das schon die Ansicht von Tiedemann, Bojanus, Huschke, Platner u. a.

[2]) Im übrigen bestand doppelseitige Hasenscharte und Wolfsrachen; die Squama temporalis war auf der linken Seite mit dem grossen Keilbeinflügel synostotisch verschmolzen!



Schläfenbein die gleichen Verhältnisse vorhanden waren, wie dort. Der dritte Autor, der sich in seinen Ansichten an P. Albrecht anschliesst, ist Gadow (88). In einer grösseren Abhandlung, die sich mit den Modifikationen des ersten und zweiten Visceralbogens in der Wirbeltier-Reihe beschäftigt, kommt auch er zu dem Schlusse, dass die Gehörknöchelchen-Reihe der Säuger in toto homolog ist der Columella der Sauropsiden und Anuren und auch homolog der Hyomandibula der Selachier (Malleus= Symplecticum der Teleostier). Da er diese aber im Anschluss an Gegenbaur als dorsales Stück des Zungenbeinbogens betrachtet, so erklärt er die etwaigen Verbindungen, die zwischen einem Gliede der Kette und dem primordialen Unterkiefer bestehen, für sekundär. Diese Auffassung dehnt Gadow sogar auf den knorpeligen Zusammenhang des Hammers der Säuger mit dem Meckelschen Knorpel aus, dem er also keine Beweiskraft für die genetische Zusammengehörigkeit beider Stücke zuerkennt. In einem wichtigen Punkte differiert aber Gadow von Albrecht, Baur und Dollo: in der Frage nach der Bedeutung des Kiefergelenkes und dem Quadratum. Gadow glaubt nicht, dass das Kiefergelenk bei allen Wirbeltieren dieselbe morphologische Bedeutung habe und dass, wie Albrecht meint, das Quadratum in die Zusammensetzung des Squamosum aufgegangen sei, sondern er kommt auf die, wie er meint, von Peters zuerst bewiesene Ansicht zurück, dass das Quadratum der Sauropsiden bei den Säugern zum Tympanicum umgebildet sei, während das Kiefergelenk, wie von den meisten Autoren, als Art. squamoso-dentalis betrachtet wird. — Ganz kürzlich (98) hat auch Versluys in einer im übrigen vortrefflichen Arbeit über das Sauropsiden-Mittelohr sich zu Gunsten der von Gadow vertretenen Anschauung ausgesprochen.

Diesen Ansichten, die als Nachwirkungen der durch Peters geschaffenen Verwirrung aufzufassen sind, mag hier noch Gegenbaurs neueste Darstellung (98) entgegengehalten werden. Gegenbaur hält im wesentlichen an seiner früheren, an Reichert sich anlehnenden Auffassung fest, hebt aber als ein neues Moment hervor, dass das Trommelfell zurückzuführen sei auf eine Skelettbildung, und zwar auf eine Knorpelplatte, die einer im Spritzloch-Kanal der Rochen gelegenen Klappe zu Grunde liegt. Ausserdem aber weist Gegenbaur, wie das auch schon Hasse, Wiedersheim, Trautmann, Killian gethan hatten, auf die zwischen der Columella und dem Quadratum bei den Amphibien bestehende Verbindung hin, als die Einrichtung, an die die Zustände bei den Säugern anzuknüpfen sind. Der letztere Punkt wird schliesslich auch noch von Kingsley und Ruddick (99) hervorgehoben, die daraufhin wieder den Amphibien-Ursprung der Säuger erörtern.

Aus dieser Übersicht geht wohl soviel hervor, dass von einer Übereinstimmung der Ansichten noch keine Rede ist.

Zweiter Teil.

1. Amphibien.

So sehr verschiedenartig auch die einzelnen Ordnungen der Amphibien sich in Bezug auf den uns interessierenden Apparat verhalten, so besitzen sie doch alle als gemeinsame Eigentümlichkeit, die sie von den Fischen unterscheidet, eine Fenestra vestibuli der Ohrkapsel (Foramen ovale) und als Verschluss derselben ein Operculum. Die Fenestra vestibuli liegt in der lateral-ventralen Wand der Ohrkapsel, ist von verschiedener, im allgemeinen aber bei den Amphibien recht beträchtlicher, Ausdehnung und gewöhnlich von längsovaler Gestalt. Stets ist sie verschlossen durch eine knorplige oder knöcherne Scheibe, das Operculum, das mit den Rändern der Fenestra durch Bandmasse verbunden ist, sodass es zweifellos Bewegungen, ein- und auswärts, ausführen kann.

Die Beziehungen des Operculum zu anderen Teilen der Nachbarschaft sind sehr verschieden: während bei einzelnen Formen nur eine ligamentöse Verbindung mit dem Quadratknorpel besteht, erhebt sich bei anderen die Mitte des Deckels aussen zu einem niedrigen Stiel, der entweder ligamentös bis zum Quadratum fortgesetzt wird oder gar direkt dasselbe erreicht. Endlich kommt bei höheren Anuren noch eine besondere Columella neben dem Operculum vor.

Eine Paukenhöhle ist nur bei einer Anzahl von Anuren vorhanden, fehlt aber anderen Anurenformen sowie allen Urodelen und Apoden; diese Formen besitzen auch kein Trommelfell.

Gründlich bearbeitet wurde das Gehörorgan der Amphibien zum ersten Mal von Windischmann (31), bei dem auch die ältere Litteratur nachzusehen ist. Von den späteren Autoren sind vor allen C. Hasse und G. Retzius zu nennen; die Skelettgebilde haben namentlich W. K. Parker in zahlreichen Arbeiten und Wiedersheim behandelt.

A. Urodelen.

Bei dem Mangel einer Paukenhöhle und eines Trommelfelles ist es allein das knorplige oder knöcherne Operculum mit seinen Verbindungen,

das unser Interesse in Anspruch zu nehmen hat. Über diesen Gegenstand liegen ältere Angaben von Cuvier, Windischmann (31), Stannius (46 und 56) u. a. vor; in neuerer Zeit haben Hasse (73), Huxley (74 und 75), Wiedersheim (77), Parker (77, 82a und b), Iwanzoff (94), Retzius (81) darüber berichtet.

Betreffs der Perennibranchiaten sind die Verhältnisse für Menobranchus lateralis zuerst durch Huxley (74) genau beschrieben worden, Wiedersheim (77) hat Huxleys Schilderung in den meisten Punkten bestätigt.

Bei Menobranchus findet sich ein knöchernes Operculum, das (Wiedersheim) nur an seiner Innenfläche mit einer Knorpelplatte belegt

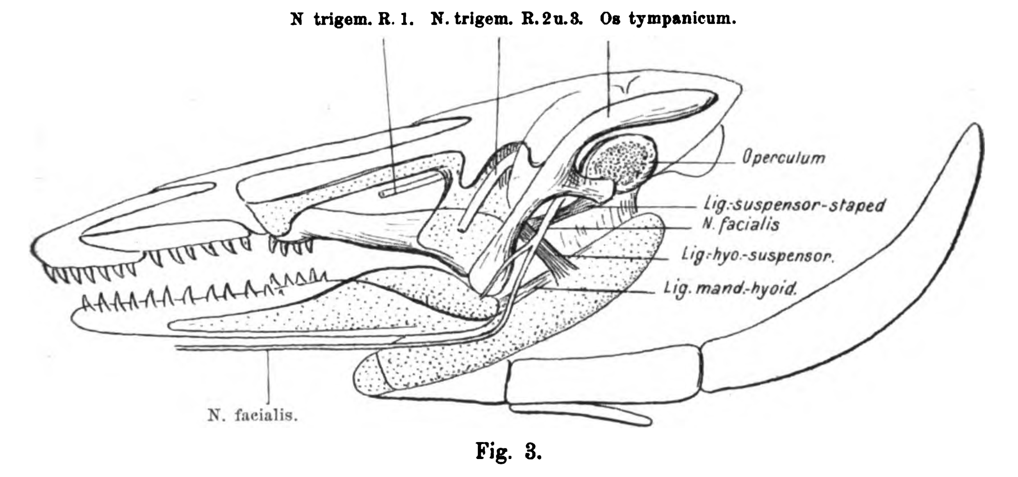


Fig. 3.

Seitliche Ansicht des Schädels von Menobranchus lateralis. Nach Huxley (74).

ist, während die Aussenfläche sich in einen deutlichen, wenn auch nicht sehr langen, knöchernen Stil fortsetzt, der von dem Centrum der Platte ausgeht. Dieser Stiel ist mit der Hinterfläche des Quadratknorpels durch ein Ligament verbunden, das Huxley als Ligamentum suspensorio-stapediale bezeichnet[1]). Von der Ansatzstelle des genannten Ligamentes am Quadratknorpel geht ein zweites Ligament aus, und zwar zu dem oberen Abschnitt des Hyalbogens: Ligamentum hyo-suspensoriale. Schliesslich existiert noch ein Ligament, das sich vom Hyalbogen zum Winkel des Unterkiefers erstreckt: Lig. mandibulo-hyoideum. Ausser dem Lig. suspensorio-stapediale besteht nun aber noch eine andere Verbindung des Operculum mit dem Suspensorialapparat des Unterkiefers. Sie wird

[1]) Bei Huxley, Parker und vielen anderen Autoren wird das Operculum geradezu Stapes genannt.

hergestellt durch einen Fortsatz des Tympanicums, des grossen Knochens, der in so charakteristischer Weise die Aussenfläche des Quadratknorpels bei den Amphibien deckt, sich dabei aber auch an den lateralen Umfang des Processus paroticus der Ohrkapsel heraufschiebt.

Vom hinteren Rande des Tympanicums geht ein Fortsatz nach hinten und erstreckt sich bis an das Operculum. Huxley giebt an, dass er das Lig. suspensorio-stapediale von aussen bedeckt; die Huxleysche Figur (Fig. 3) zeigt aber doch einen sehr charakteristischen Unterschied zwischen dem Bande und dem Knochenfortsatz: der N. facialis tritt zwischen beiden Gebilden hindurch, sodass das Band unter, der Knochenfortsatz über den Nerven zu liegen kommt. Wir haben somit hier bei Menobranchus zwei operculo-suspensoriale Verbindungen, eine obere (suprafaciale) und eine untere (infrafaciale), die wohl auseinander zu halten sind. Durch Huxley selbst darauf aufmerksam gemacht, hat Parker das wohl zuerst hervorgehoben (Urodelenschädel, 1877, pag. 559). Parker nennt den Knochenfortsatz des Tympanicums: Processus spiracularis, auf Grund eines etwas gewagten Vergleiches, und trennt ihn scharf von dem Ligamentum suspensorio-stapediale.

Wie Menobranchus verhält sich in der Hauptsache Proteus (Wiedersheim, Parker); etwas verschieden ist Siren, bei dem nur ein knorpelig bleibendes mützenförmiges Operculum, und statt eines Ligamentum suspensorio-stapediale eine breite Membran vorhanden ist.

Fügen wir hieran die Verhältnisse bei Siredon pisciformis, die durch Hasse, Friedreich und Gegenbaur (49), Wiedersheim, Parker und Retzius bekannt sind[1]). Nach den übereinstimmenden Angaben der genannten Autoren findet sich bei erwachsenen Exemplaren von Siredon ein gut ossifiziertes Operculum von niedrig konischer Form (die Basis des Kegels liegt in der Fenestra), dessen abgestumpfte, nach aussen blickende Spitze sich in einen kurzen, ebenfalls knöchernen Stiel auszieht. Von diesem Stiel geht zum Quadratknorpel ein Ligament, auf das ich noch zurückkomme (Lig. suspensorio-stapediale Wiedersheim, Spiracularfascie Parker). Die Scheibe, die in die Fenestra vestibuli eingelassen ist, besitzt, nach Retzius, einen knorpeligen Rand (nach Hasses Angaben ist auch die Innenfläche zeitlebens mit Knorpel belegt), und ebenso ist die Spitze des kurzen knöchernen Stieles, an die sich das erwähnte Ligament ansetzt, knorpelig[2]).

---

[1]) Leider konnte ich mir Caloris Axolotl-Monographie nicht verschaffen.

[2]) Hasse bezeichnet den ganzen knorpelig-knöchern-bindegewebigen Tractus von der Fenestra vestibuli bis zum Quadratknorpel als Columella und unterscheidet demnach: P. externa (ligamentös), P. media (knöchern), P. interna (der knorpelige Innenteil der

Zur Ausbildung engerer Verbindung zwischen dem Operculum und dem Quadratknorpel kommt es bei den Derotremen. Bei Amphiuma wächst, nach Wiedersheim, das cartilaginöse Operculum zu einem ebenfalls knorpeligen Stiel aus, welcher sich an die Innenfläche des benachbarten Quadratknorpels anstemmt und sich innig mit ihr verlötet. Dagegen ist bei Menopoma das spitz-kegelförmige Operculum gut ossifiziert, und von ihm geht eine bogig gekrümmte Knorpelspange aus, die sich, nach Wiedersheim, auf die Dorsalseite des Quadratknorpels herauf-

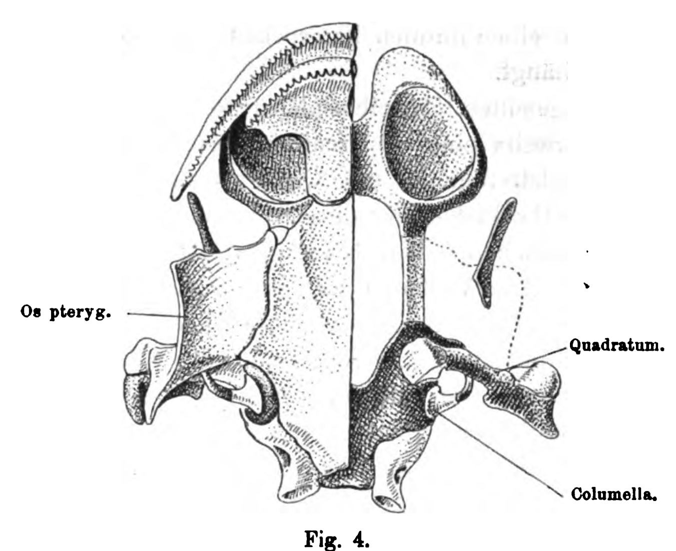


Fig. 4.

Unterfläche des Schädels von Menopoma alleghaniense. Nach Wiedersheim (77).

schiebt und sich dort vermittelst kurzer starker Bindegewebsfasern an der Unterfläche des Tympanicums befestigt (Fig. 4).

Scheibe). Windischmann, der zuerst eine genaue Beschreibung des Gehörknöchelchens gab, schilderte die Dinge etwas anders. Den kurzen Stiel bezeichnet er als Stylus, die Endscheibe als Patina; ausserdem aber beschreibt er noch ein besonderes Operculum cartilagineum, das in der Fenestra vestibuli hinter der Patina liegen und mit letzterer nur bindegewebig verbunden sein soll. Wir werden sehen, dass bei Anuren eine entsprechende Anordnung thatsächlich vorhanden ist. Für die Urodelen, speziell für Siredon, hat aber Hasse (73) bereits das Irrtümliche von Windischmanns Schilderung nachgewiesen und gezeigt, dass Windischmanns Operculum cartilagineum thatsächlich eine knorpelig bleibende Partie der Ohrkapselbasis zwischen Prooticum und Occipitale laterale darstellt. Retzius hat sich dieser Angabe von Hasse angeschlossen und auch keiner der anderen oben genannten Autoren hat etwas von einem besonderen, von dem „Stiel" losgelösten Operculum gesehen. Nur Iwanzoff ist neuerdings auf die Vorstellung zurückgekommen, dass jene knorpelig bleibende Partie der Ohrkapsel dem „Stapes" (d. h. dem Operculum, wie es bei Anuren vorhanden ist) entspricht.

Am weitesten ausgebildet ist jenes Verhalten bei Ellipsoglossa, Ranodon und Salamandrella. Das Operculum ist hier auffallend gross und zu einem hohen Knochenkegel ausgewachsen, dessen abgestumpfte Spitze sich mit einem vom Quadratknorpel ausgehenden Fortsatze unmittelbar verbindet. —

Ein ganz besonderes Verhalten beschreibt schliesslich Wiedersheim noch für Salamandra. Hier ist das Operculum zeitlebens knorpelig und ruht, durch Bindegewebe aufgehängt, in der von zwei dicken wulstigen Lippen eingefassten Fenesta vestibuli. Diese Lippen nun ziehen sich nach vorn und aussen in einen dünnen Knorpelstiel aus, der mit dem Quadratknorpel zusammenhängt.

Aus den mitgeteilten Einzelbeispielen folgt, dass den Urodelen gemeinsam ist: der Besitz eines Operculum, das durch Bindegewebe oder durch einen Knorpelstreifen mit dem Quadratknorpel in Verbindung steht. Welche funktionelle Bedeutung diesem Verhalten zukommt, wäre sehr interessant zu untersuchen. Wiedersheim hat ganz Recht mit seinen Worten (pag. 519): „Das Verhalten von Ranodon und Salamandrella giebt viel zu denken, wenn man erwägt, dass die knöcherne Columella[1]) sich mit breiter Fläche mit dem unteren Ende des Quadratum ohne intervenierendes Bindegewebe fest verlötet. Es muss somit bei jedem Schliessen und Öffnen des Unterkiefers, namentlich aber beim energischen Festhalten der Beute, eine Erschütterung der Columella und dadurch auch des Labyrinthwassers erfolgen. Ganz dasselbe wird bei allen Kryptobranchiaten der Fall sein müssen. Man sieht den physiologischen Zweck davon um so weniger ein, als man vielmehr eine wesentliche Beeinträchtigung des Gehörapparates aus diesen Verhältnissen ableiten zu dürfen glauben könnte.“ — Hält man daneben noch die Thatsache, dass bei den Urodelen ein Cavum tympani nicht existiert, und dass somit die knorpelig-bindegewebige Brücke zwischen Operculum und Quadratum von verschiedenen Weichteilen umgeben ist, so kann man die Frage aufwerfen, ob jene ganze Einrichtung wirklich schon zum „Hören“, resp. ausschliesslich zum Hören gebraucht wird, und ob sich nicht eventuell noch andere Funktionen an sie knüpfen. Der allgemeine Gesichtspunkt, dass Tiere, die in inniger Berührung mit der Erde leben, kein Trommelfell brauchen, da ihnen Schallwellen durch das feste Medium leicht zugeführt werden, kann ja nicht ausreichen, um die verschiedenen vorhandenen Einrichtungen verstehen zu lassen.

Ein Punkt, der noch einmal spezieller untersucht werden sollte, ist das Verhalten des Nervus facialis zu den verschiedenen suspensorio-stape-

[1]) D. i. das Operculum mit seinem Stiel.

dialen Brücken. Nach Wiedersheim (77, pag. 504) läuft der N. facialis stets über dieser Verbindung hinweg nach aussen; im direkten Gegensatz hierzu erklärt Parker [77] mit Bestimmtheit, dass beim Axolotl der Facialis unter der einzigen vorhandenen suspensorio-stapedialen Verbindung verlaufe, diese somit nicht dem Lig. suspensorio-stapediale bei Menobranchus entsprechen könne. Das Gleiche deutet er an für die Verbindungen bei Menopoma, Desmognathus, Spelerpes. Für Menopoma lautet seine spätere Schilderung (82b) wieder anders: hier, wie auch bei Cryptobranchus reitet der Nerv auf der suspensorio-stapedialen Brücke. Dagegen scheint die Verbindung bei Siredon allerdings über dem N. facialis zu liegen. (In der „Morphology of the Skull" steht wieder dasselbe für Menopoma.) Hasse (73e) giebt für Siredon an, dass der Facialis zwischen der Columella und dem Pterygoidealknorpel liege, das würde also auch so viel bedeuten, wie unter resp. vor der Columella. Wie gesagt, dieser Punkt ist durchaus nochmals zu untersuchen, da die bisherigen schwankenden Angaben Parkers keinen genauen Anhalt geben. Es scheinen aber in der That zwei verschiedene suspensorio-stapediale Brücken vorzukommen.

Muskeln. Recht allgemein verbreitet scheint es bei den Urodelen zu sein, dass ein Schultergürtelmuskel (M. levator scapulae superior) einen Teil seiner Fasern von der Aussenfläche des Operculum bezieht. Bei Proteus vermochte Iwanzoff den Muskel nicht bis zum Operculum zu verfolgen. Wir werden bei den Anuren denselben Muskel in gleicher Anordnung wieder finden.

Entwickelung des Operculum und seines Stieles.

Das Operculum der Urodelen ist von den meisten Autoren, die sich mit ihm beschäftigt haben, für einen losgelösten Teil der Ohrkapsel angesprochen worden. So fasste es Huschke (24) beim Salamander auf, Reichert (38) beim Triton. Eingehender untersucht wurde die Genese des fraglichen Gebildes durch Semmer (72), dessen Arbeit mir leider unmöglich war zu erlangen. Aus der von Stöhr (79) gegebenen Kritik der Semmerschen Darstellung geht hervor, dass Semmer das Operculum auch als einen Teil der Labyrinthkapsel auffasst, aber in einen ähnlichen Irrtum verfallen ist wie seinerzeit Windischmann: er hat den nicht verknöchernden Teil des Ohrkapsel-Bodens für das Operculum gehalten. Somit sind Wiedersheim und Parker (77) die ersten, die wirklich die Bildung des Operculum der Urodelen verfolgt haben. Wiedersheim legt vor allem Wert darauf, dass es ihm in keinem Entwickelungstadium von Triton alpestris und Amblystoma gelungen ist, Beziehungen zwischen dem oberen Ende des Hyalbogens und der Labyrinthwand nachzuweisen,

und schildert dann die Entstehung des Operculum so, dass letzteres durch eine cirkuläre Verdünnung der bereits allseitig geschlossenen knorpeligen Ohrkapselwandung sekundär wieder herausgeschnürt werde, — „ein deutlicher Beweis, dass das Operculum der Urodelen ontogenetisch nicht vom Kiemen-Apparat, sondern von der Gehör-Kapsel selbst herzuleiten ist“. Parker (77) schildert den Vorgang für Siredon etwas anders. Nach ihm bildet sich erst die Fenestra vestibuli als eine Spalte in der bereits geschlossen gewesenen knorpeligen Labyrinthkapsel, und dann erst wächst aus dem inneren Rand dieser Spalte wie ein Deckel das Operculum hervor, bleibt zunächst in knorpeliger Verbindung mit dem medialen Fenestra-Rand und schnürt sich dann erst ab. Die genauen Vorgänge bei der Ausbildung der Bänder hat Parker nicht verfolgt.

Zu einer gründlichen Bearbeitung kam die Frage durch Stöhr (79), der die Entwickelung des Operculum bei Triton cristatus, Triton taeniatus und Siredon pisciformis verfolgte. Nach diesen Untersuchungen bleibt bei der Verknorpelung der Ohrkapsel die Stelle der Fenestra vestibuli zunächst unverknorpelt, „als ein Rest der primitiven häutigen Ohrkapsel“ bestehen, und erst wesentlich später bildet sich das Operculum als ein kurzer knorpeliger Fortsatz, der vom Vorderrande der Fenestra vestibuli aus nach hinten vorwächst, somit aussen auf das häutige Verschlussgewebe der Fenestra zu liegen kommt und dann bald seinen Zusammenhang mit dem vorderen Umfang des Fensters verliert. „Er stellt nun ein freies, auf der Fenestra ovalis aufliegendes Knorpelplättchen dar, das Operculum.“ Bei Triton cristatus und Triton taeniatus bleibt der Fortsatz der Regel nach nicht lange mit dem Fensterrahmen in knorpeliger Verbindung, sehr viel länger ist dies der Fall bei Siredon, und hier erreicht der Fortsatz erst eine ansehnliche Grösse, ehe er sich abschnürt. Indessen dauert auch bei Triton hin und wieder der Bestand der knorpeligen Verbindung zwischen Fensterrahmen und Operculum länger. „Das Operculum ist demnach ein Teil der knorpeligen Ohrkapsel, hervorgewachsen vom vorderen Umfang des ovalen Fensters. Mit dem Hyoidbogen steht es genetisch in keiner Beziehung.“

Stöhr stimmt also in der Herleitung des Operculum von der Labyrinthwand überein mit Huschke, Reichert, Wiedersheim, Semmer und Parker; hinsichtlich der speziellen Vorgänge deckt sich seine Schilderung am meisten mit der Parkers. Von Wichtigkeit ist auch, dass Stöhr das Verhalten des Zungenbeinbogens während des Larvenlebens und bei der Metamorphose genau verfolgt hat. Es geht daraus hervor, dass der Zungenbeinbogen während des Larvenlebens in keiner näheren Beziehung zur Ohrkapsel steht und nur bei den

Wanderungen, die er während der Metamorphose durchmacht, vorübergehend in grössere Nachbarschaft der Ohrkapsel und auch des Operculum gerät. Dabei kommt auch ein Stadium, in dem das obere Ende des Zungenbeinbogens vor der Fenestra vestibuli an der Ohrkapsel befestigt ist. Diese Verbindung löst sich aber wieder, der Zungenbeinbogen schiebt sich weiter nach hinten und endlich liegt beim erwachsenen Tiere sein dorsales Ende nach hinten und aussen von der Fenestra vestibuli, durch Bandmassen an die Haut befestigt. Die erwähnte nähere Beziehung zum Operculum erlangt es aber erst, nachdem dieses längst gebildet ist; von einer genetischen Beziehung ist somit nichts zu beobachten.

Zu der diametral entgegengesetzten Auffassung als Stöhr ist vor einigen Jahren (96) Witebsky bei Untersuchung des schallleitenden Apparates des Axolotl gelangt. Nur darin, dass die Fenestra vestibuli bei der Verknorpelung der Ohrkapsel von vornherein als ein nicht verknorpelnder Bezirk ausgespart werde, stimmt Witebsky mit Stöhr überein; im übrigen aber lautet seine bestimmt ausgesprochene Schlussfolgerung: „Das Operculum mitsamt der Columella stellt in genetischer Beziehung ein einheitliches Gebilde dar, welches sich vom Visceralskelett herleitet, und zwar vom oberen Abschnitt des zweiten Schlundbogens, des Hyoidbogens“[1]. Um die Berechtigung dieses Ausspruches zu prüfen, ist es schon nötig, Witebskys Darstellung etwas ausführlicher wiederzugeben.

Auch nach Witebsky bleibt bei der Verknorpelung der Ohrkapsel eine Lücke bestehen, die nur von einer kernreichen Membran, der Opercularplatte, verschlossen wird. In diesem Operculargewebe tritt nun der Knorpel selbständig, ohne Kontinuität mit einem der Fensterränder, auf und bildet sich vergrössernd das Operculum. Schon frühzeitig lässt sich vom oberen Rande der Opercularplatte aus ein ebenfalls kernreicher Fortsatz nach aussen verfolgen „bis zu einem mächtig entwickelten Muskel, der sich zum Teil am äusseren Umfang der äusseren Bogenganges ansetzt“. Nach der Verknorpelung des Operculum zieht dieser Strang von der Aussenfläche desselben aus und ist nach vorn bis zum Quadratum zu verfolgen, nach aussen stösst er an den schon beschriebenen Muskel, nach abwärts verliert er sich in das indifferente Gewebe. Weiterhin verknorpelt nun der Anfangsteil dieses Stranges im Anschluss an das Oper-

[1]) Witebsky bezeichnet, wie auch Stöhr vorgeschlagen hatte, die Platte als „Operculum“, den Stiel als „Columella“. In ähnlicher Weise verfährt Parker in späteren Arbeiten, indem er die Platte als Stapes, den Stiel als Columella bezeichnet. Dabei kommt aber Parkers Vorstellung auf eine genetische Duplizität des ganzen Gebildes heraus: die Fussplatte soll labyrinthär, der Stiel aber ein „Pharyngohyale“ (= Hyomandibula) sein. Eine Beobachtung liegt der letzteren Annahme Parkers nicht zu Grunde; sie ist nur eine Vorstellung.

culum, und nun erst (Larve von 24 mm Länge) giebt Witebsky an. dass der so gebildete kurze Knorpelfortsatz des Operculum, sich nach unten in dichtes Bindegewebe verliert, „welches nach unten aussen ziehend sich an das obere Ende des Hyoids ansetzt". Vom ausgewachsenen Siredon heisst es dann, dass vom oberen äusseren Umfang des Operculum ein Knorpelstreifen nach aussen geht, „der allmählich breiter werdend, bis an die Muskulatur reicht. Nach unten verliert er sich, ohne scharfe Grenze zu bilden, in Bindegewebe, welches in Form eines dichten Gewebszuges zwischen Muskel und Schleimhaut nach unten aussen zieht und, am Ende ganz dichtkernig, an das dorsale, proximale Ende des Hyoids sich ansetzt".

Dass nach diesen Befunden das Verdikt Witebskys in Bezug auf die Herkunft des Operculum und seines Fortsatzes den oben angeführten Wortlaut besitzt und die viscerale Natur des Operculum ausspricht, ist zum mindesten überraschend. Denn thatsächlich giebt doch auch Witebsky an, dass das Operculum zuerst in dem Operculargewebe auftritt, das die Fenestra vestibuli verschliesst. Es steht also von vornherein in einer entschiedenen Verbindung mit der Labyrinthkapsel, während eine solche mit dem Zungenbeinbogen, nach Witebskys eigener Schilderung, erst später deutlich wird. Nun legt Witebsky, wie es scheint, Wert darauf, dass das Operculum schon frühzeitig bedeutend dicker ist als die Wand der Labyrinthkapsel, dass es ferner auf seiner Innenfläche mit einer dicken kernreichen Membran bedeckt ist, die in das äussere Perichondrium des Labyrinthbodens übergeht, nach oben dagegen sich allmählich in das indifferente Gewebe verliert, welches sich unter dem äusseren Bogengang befindet. Aber daraufhin folgern zu wollen, dass das Operculum etwas der Ohrkapsel Fremdes sei, ist doch gewagt.

Das, worauf es ankommt, ist doch die Zugehörigkeit des Operculargewebes, in dem durch histologische Differenzierung eines Teiles das Operculum sich bildet. Und was die Dicke oder Dünne der als Perichondrium des Operculum übrig bleibenden Gewebsschicht und ihr Verhältnis zu dem Perichondrium der übrigen Ohrkapsel anlangt, so darf nicht vergessen werden, dass doch auch embryonal schon mechanische Momente wirksam sind, in deren Folge sich bestimmte Strukturen des Bindegewebes ausbilden müssen. Das Operculum bildet eine nachgiebige Stelle der Ohrkapselwand, und so müssen die Elemente, durch die es mit der übrigen Kapsel verbunden wird, sich in bestimmter Weise anordnen, um dem Innendruck, der durch den wachsenden Inhalt ausgeübt wird, zu widerstehen. Je mehr aber solche spezifisch differenzierende Kräfte wirksam werden, um so schärfer werden die Gegensätze, und um so mehr verwischen sich

die Momente, aus denen die ursprüngliche Zusammengehörigkeit folgte. Das sachliche Ergebnis der Witebskyschen Untersuchung kann nur dahin lauten, dass das Operculum als eine selbständig und später als die übrige Kapsel verknorpelnde Partie eines Gewebes entsteht, das in gleicher Flucht mit dem der Ohrkapsel-Anlage liegt, und dass sich zwischen ihm und dem Zungenbeinbogen sekundär eine bindegewebige Verbindung herstellt.

Noch von anderer Seite ist in der letzten Zeit die hyale Natur des Operculums der Urodelen, wenn auch nicht geradezu behauptet, so doch als wahrscheinlich hingestellt worden: Miss Platt (98) giebt von dem Operculum von Necturus an, dass es sich nicht als Teil der Labyrinthkapsel, sondern aussen von dem Verschlussgewebe der Fenestra vestibuli entwickele, zwischen dem letzteren und dem Hyoidknorpel. Mit letzterem selbst ist der Knorpel des Operculum zwar niemals verbunden, doch hält Miss Platt es für möglich, dass das Operculum zu ihm gehört.

Von den Thatsachen, die sich aus Winslows Arbeit über das Chondrokranium der Ichthyopsiden in Bezug auf unseren Gegenstand ergeben, möchte ich nur zwei hervorheben: einmal die, dass bei allen Urodelen das Operculum zuerst im vorderen Teil der Fenestra vestibuli auftritt und von hier aus die Verknorpelung rückwärts fortschreitet, und ferner die, dass bei manchen Urodelen (z. B. Amphiuma) schon im Knorpelstadium ein kontinuierlicher Übergang des Columella-Stieles in das Quadratum statthat.

B. Anuren.

Ausgebildete Zustände.

Die Mittelohrgebilde der Anuren zeigen bei den einzelnen Formen mannigfache Verschiedenheiten, und Joh. Müller nahm dieselben 1832 als leitendes Prinzip für eine Einteilung der Batrachier in drei Familien. Bei der ersten, die durch die Aglossa (Pipa und Dactylethra) gebildet wird, ist „die Trommelhöhle ganz von knöchernen Wänden umschlossen, statt des Trommelfelles ein knorpeliger Deckel auf dem Eingang der Trommelhöhle. Der Eingang zur Eustachischen Trompete jeder Seite in der Mitte einfach unpaarig". Die zweite Familie umfasst „die meisten übrigen Frösche und Kröten mit bald freiliegendem, bald unter der Haut verborgenem Trommelfell". Hier ist die Trommelhöhle zum Teil durch Weichteile gestützt, das Trommelfell ist häutig. Die Ohrtrompeten mit paarigem Eingang, ganz von einander getrennt. Ausser einem Operculum ist noch eine Columella vorhanden (nach Müller sogar drei Gehörknöchelchen). Über die dritte Familie schliesslich sagt Müller: „Frösche

ohne Trommelfell, mit einem blossen Deckelchen auf dem Fenster des Labyrinthes, wie der Salamander". Hierzu rechnet er ausser Bombinator igneus, für den schon Huschke diesen Bau gefunden hatte, noch Cultripes provincialis und Cultripes minor (Pelobates). Eine ähnliche Einteilung findet sich bei Stannius (56).

Auch von den Skelettgebilden des schallleitenden Apparates nahm Müller an, dass sie verschiedene, jenen drei Familien entsprechende Ausbildungszustände zeigen. Indessen geht aus den Angaben, die W. K. Parker 1881 über den Schädel einer grossen Anzahl von Anuren gemacht hat, hervor, dass die Skelettgebilde unter Umständen bei sonst nahestehenden Formen grosse Differenzen darbieten, andererseits unter den Phaneroglossa alle möglichen Übergänge zeigen. Fassen wir daher zunächst den höchsten Entwickelungsgrad ins Auge, wie ihn die Frösche, z. B. Rana, repräsentieren; einige der hauptsächlichsten Abweichungen werden dann anzufügen sein.

Die Frösche besitzen eine grosse Paukenhöhle, die mit weiter Öffnung in den Rachen mündet und aussen durch ein äusserlich leicht sichtbares Trommelfell abgeschlossen wird. Das Trommelfell ist ausgespannt in einem knorpeligen Annulus tympanicus, der vollkommen ringförmig ist, die Form eines abgestutzten Trichters besitzt und an seinem oberen Umfang kontinuierlich mit der knorpeligen Crista parotica der Ohrgegend zusammenhängt. Der Annulus, der seine engere Öffnung nach innen kehrt, umschliesst den äusseren Abschnitt der Paukenhöhle; der innere Abschnitt wird teils von Weichteilen, teils von knöchernen und knorpeligen Skelettteilen umgrenzt. Die genauere Topographie schildern namentlich Hasse (73c) und Retzius.

Die Fenestra vestibuli der Ohrkapsel bietet beim Frosche und vielen anderen Anuren eine Besonderheit dar, die hervorgehoben zu werden verdient. Sie liegt nämlich nicht einfach an der lateralen Oberfläche der Labyrinthkapsel (auf der Grenze zwischen dem Os occipitale laterale und Os prooticum, zum Teil von der Synchondrosis prootico-occipitalis umrandet), sondern im hinteren Abschnitt einer Nische, die von Retzius als Fossa fenestrae ovalis (Fossa fenestrae vestibuli) bezeichnet wird. Der untere Begrenzungsrand dieser Nische springt beträchtlich nach aussen vor, und zwar auch in dem vor der Fenestra vestibuli gelegenen Gebiet, so dass eben die Ausdehnung der Fossa fenestrae vestibuli erheblich bedeutender ist, als die der Fenestra selbst.

Der eigentliche sogenannte „schallleitende Apparat" besteht beim Frosch aus zwei Stücken: 1. dem Operculum, 2. der Columella auris. (Der Ausdruck Operculum wird schon von Windischmann (31) und

Rathke ([32] pag. 119) gebraucht; Huschke (24) spricht von einem „Knorpeldeckel". Bei Parker und Huxley führen die beiden Stücke die Namen Stapes (= Operculum) und Columella.)

Das Operculum ist eine ovale Knorpelscheibe, deren Längsdurchmesser von vorn nach hinten gerichtet ist. Sie verschliesst die Fenestra vestibuli, ist aber grösser als diese und überragt sie daher mit dem oberen und vorderen Rande.

Die Columella auris lässt drei Abschnitte unterscheiden: Pars interna, P. media, P. externa. Die P. media ist ein knöchernes keulenförmiges Stäbchen, das am Dach der Paukenhöhle submukös gelagert ist und sich nach dem lateralen Ende zu erheblich verjüngt. Sein mediales Ende geht in die knorpelige Pars interna über, die eine breite flache Scheibe, ein „Pseudoperculum", darstellt. Aus dem verjüngten lateralen Ende der P. media ragt das dünne Anfangsstück der knorpeligen P. externa hervor. Dasselbe setzt die Richtung der P. media erst eine Strecke weit fort, um dann zu dem dicken Endabschnitte anzuschwellen. Dieser ist ventralwärts abgebogen, mit einem verdickten Terminalstück in das Trommelfell eingelassen, und entsendet vom inneren Umfange seines obersten Abschnittes den Processus ascendens, der als sehr dünner drehrunder Knorpel in einem leichten medialwärts konvexen Bogen vor der Pars media aufwärts steigt, an die Unterfläche der knorpeligen Crista parotica gelangt und mit dieser ligamentös verbunden ist.

Die Columella hängt also nicht kontinuierlich mit dem Operculum zusammen, und letzteres ist nicht einfach der innere Teil der Columella, sondern beides sind getrennte selbständige Gebilde. Die Pars interna der Columella verschliesst nicht die Fenestra vestibuli, sondern deckt den vor der Fenestra gelegenen Abschnitt der Fossa fenestrae vestibuli und schiebt sich dabei auch noch etwas medial von dem vorderen Rand des eigentlichen Operculum nach hinten, mit diesem gelenkig verbunden.

Der Anfangsteil der Columella ist ausserdem an seinem ventralen Umfang mit dem ventralen vorspringenden Rande der Fossa fenestrae vestibuli, vor dem Operculum, verbunden.

Die eigenartige Bildung der Fossa fenestrae vestibuli steht offenbar in Beziehung zu dem eigentümlichen Verhalten des Cavum perilymphaticum der Ohrkapsel. Wie sich der Frosch überhaupt durch reichliche Entwickelung grosser Lymphräume auszeichnet, so ist auch dieses Cavum sehr stark entwickelt und sendet eine Fortsetzung, den von Retzius entdeckten Ductus fenestrae vestibuli nach der Fossa fenestrae vestibuli hin, der hier als Saccus fenestrae vestibuli den Raum der Fossa auch

vor der Fenestra selbst einnimmt. Gegen den vorderen Zipfel dieses Sackes legt sich die scheibenförmige Pars interna der Columella.

Bemerkt sei noch, dass die Trennung des Operculum und der Columella von den einzelnen Autoren nicht immer scharf festgehalten wird.

In ihrer funktionellen Bedeutung ist die ganze Einrichtung noch nicht behandelt worden, obwohl die Frage, welchem Zweck das Operculum dient, da doch die Schallwellen zunächst durch die Columella übertragen werden, von Interesse wäre. Parkers Bezeichnungen der Teile sind: Interstapediale (= P. interna, knorpelig), Mediostapediale (= P. media, knöchern), Extrastapediale (= P. externa, knorpelig), Suprastapediale (= Processus ascendens, knorpelig).

Muskeln. Bei den Anuren, zunächst beim Frosch, finden sich auch noch Muskeln, die in einer offenbaren Beziehung zu den geschilderten Teilen stehen. Da ist vor allem die bemerkenswerte Thatsache zu erwähnen, dass ein Schultergürtelmuskel, und zwar der M. levator scapulae superior, mit einem Teil seiner Fasern (Pars opercularis; Gaupp, [96] pag. 104) an der Aussenfläche des Operculum sich befestigt. Der übrige Teil des Muskels findet seine Befestigung am ventralen und hinteren Umfang der Fenestra vestibuli; sein anderes Ende setzt an der Ventralfläche der Suprascapula an. — Ausser diesem Muskel, der somit eine direkte Anheftung am Operculum gewinnt, besitzen einige andere noch eine mehr indirekte Beziehung zu dem Trommelfell, indem sie sich an den knorpeligen Annulus tympanicus befestigen. Dies gilt von zwei Muskeln des Unterkiefers, von denen der eine zu den Schliessern, der andere zu den Öffnern des Maules gehört.

Der erstere ist der von mir ([96] pag. 133) als M. masseter major bezeichnete Muskel, der mit einer Portion von dem Proc. zygomaticus des Os tympanicum, mit der anderen von der Innenfläche des vorderen unteren Quadranten des Annulus tympanicus entspringt. Der Muskel setzt am lateralen Winkel des Os angulare des Unterkiefers an. — Der zweite Muskel, der zum Trommelfell Beziehungen gewinnt, ist der M. depressor mandibulae, dessen kleinere Portion von dem hinteren oberen Arm des Os tympanicum, sowie von der Innenfläche des hinteren unteren Abschnittes des Annulus tympanicus entspringt. Sie vereinigt sich mit der grösseren, von der Fascia dorsalis kommenden, Portion, und beide zusammen setzen hinter dem Unterkiefergelenk an dem Processus retroarticularis des Meckelschen Knorpels an.

Beide Muskeln werden also getrennt durch den Annulus tympanicus, den äusseren Abschnitt der Paukenhöhle und das Unterkiefergelenk; der vordere

(Pars annularis des M. masseter major) wird durch den dritten Ast des N. trigeminus, der hintere (Pars annularis des M. depressor mandibulae) wird durch den R. hyomandibularis des N. facialis (mit dem sich allerdings ein Ast des N. glossopharyngeus verbunden hat) versorgt.

Von dem eben dargestellten höchsten Ausbildungszustand finden sich nun, wie schon bemerkt, viele Abweichungen. Allerdings wäre es erwünscht, wenn dieselben noch einmal, mit besonderer Berücksichtigung der Weichteile, bearbeitet würden, da die ausgedehntesten Angaben, die von Parker (81), sich wesentlich auf die Skelettgebilde beziehen. Den niedrigsten Ausbildungszustand der Mittelohrgebilde weisen unter den Phanероglossa einige Pelobatiden auf. So besitzt Bombinator igneus als Andeutung der Ohrtrompete nur ein kleines Divertikel, und die Fenestra vestibuli wird nur von einem knorpligen Operculum verschlossen. Wie Iwanzoff (94) angiebt, befestigt sich der Hyoidbogen mit seinem oberen Ende nicht unter der Fenestra vestibuli, sondern an dem Operculum. Wie Bombinator verhält sich nach Parker auch Phryniscus laevis und Phryniscus varius; den drei genannten Formen fehlt also eine Paukenhöhle, ein Trommelfell, Annulus tympanicus und eine Columella. Der Formen mit einem derartig reduzierten Mittelohr scheinen aber nicht viele zu sein.

Von grossem Interesse ist, wie sich aus Parkers Angaben ergiebt, dass der Mangel einer Columella nicht notwendig das Fehlen eines Annulus tympanicus zur Folge hat, wie andererseits der Annulus fehlen kann, bei Bestand einer kleinen Columella. So fehlen bei Pelobates fuscus die Paukenhöhle, das Trommelfell und der Annulus, dagegen ist eine Columella als kleiner phalangenähnlicher Knochen mit vorderem freien Ende vorhanden. Iwanzoff (94) beschreibt sogar zwei kleine Knöchelchen, die in einem zwischen dem Operculum und dem Tympanicum ausgespannten Bande liegen. Kein Trommelfell, kein Cavum tympani, keine Columella, aber einen kleinen unvollständigen in der Tiefe dem Quadratum anliegenden Annulus besitzt Pseudophryne; einen Annulus mit rudimentärer Columella: Rhinoderma. Da auch dieser Form ein äusserlich sichtbares Trommelfell fehlt, so wäre es von Interesse festzustellen, ob mit jenem kleinen Annulus irgend eine Andeutung etwa einer „mittleren Trommelfell-Schicht“ vorhanden ist.

Auch bei Formen mit deutlichem Trommelfell ist der Annulus tympanicus häufig unvollständig, an seinem oberen Umfange unterbrochen.

Wie sehr auch bei nahestehenden Formen die Verhältnisse schwanken, lehrt die Thatsache, dass bei Phryniscus laevis und varius nur ein Oper-

culum, bei Phr. cruciger ausserdem noch eine Columella und ein Annulus tympanicus vorhanden sind. (Parker.)

Eine Eigentümlichkeit der Bufonen-Columella besteht nach Parker darin, dass sie aus zwei knöchernen Stücken zusammengesetzt ist: dem inneren „Interstapediale" mit knorpliger medialer Epiphyse und dem äusseren „Mediostapediale", das in das knorplige Endstück („Extrastapediale") übergeht. Interstapediale und Mediostapediale sind knorplig verbunden.

Ganz abweichend verhalten sich die Aglossa. Dass die Öffnung

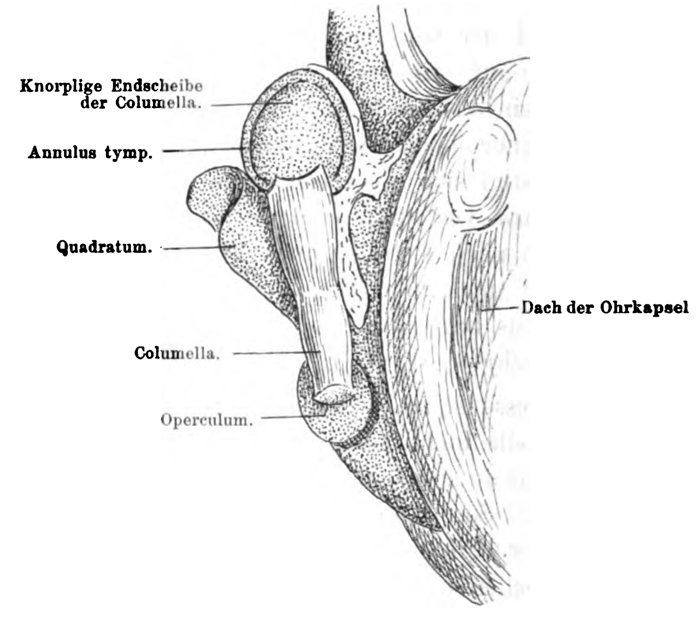


Fig. 5.

Linke Ohrgegend einer jungen Pipa monstrosa. Von der Dorsalseite. Nach Parker (76).

beider Paukenhöhlen gemeinsam, und eine jede Paukenhöhle von Knochen umgeben ist, wurde schon erwähnt; auf das Speziellere brauchen wir hier nicht einzugehen. Von wesentlichem Interesse sind aber die Verhältnisse der Columella und des Annulus. Bei beiden Formen, Dactylethra und Pipa, liegt der Annulus tympanicus in der Tiefe, und sein Lumen wird fast vollständig ausgefüllt von der breiten, knorpeligen Endplatte der Columella (Fig. 5). Zwischen dieser und dem Annulus bleibt somit nur ein schmaler fibröser Ring. Daher die gewöhnliche Schilderung, dass das Trommelfell der Aglossa durch eine knorpelige Scheibe repräsentiert werde. Noch eine andere Besonderheit zeigt die Columella der Aglossa. Bei

Dactylethra sind, wie bei Bufo, zwei Knochen vorhanden, die durch eine Synchondrose mit einander verbunden werden. Die Columella liegt aber mit ihrem inneren Ende nicht, wie bei den anderen Anuren, vor dem Operculum in der Fossa fenestrae vestibuli, sondern ihr inneres Ende artikuliert in einer Pfanne auf der Aussenfläche des Operculum (Parker). Bei Pipa aber scheinen ein Operculum und eine Columella als getrennte Gebilde überhaupt nicht vorhanden zu sein, sondern nur ein einziges Gehörknöchelchen. Ich komme darauf noch zurück.

Alles in Allem, berechtigen die verschiedenen Befunde bei den Anuren zu der Erklärung, dass das Operculum den konstantesten Teil der Mittelohr-Skelettgebilde repräsentiert, während die anderen recht grossen Schwankungen unterliegen können. Das Operculum kann, dies sei noch angefügt, auch selbständig verknöchern.

Entwickelung des schallleitenden Apparates der Anuren.

a) Tuba auditiva und Cavum tympani.

Als Erster glaubte Huschke (24 und 26) beobachtet zu haben, dass bei der Metamorphose der Froschlarve sich die Kiemenhöhle in die Paukenhöhle, und die innere Kiemenöffnung in die Tuba auditiva verwandle. Dagegen gelangte Rathke (32) bei Beobachtung desselben Vorganges zu ganz anderen Ergebnissen. Nach Rathke verwachsen bei der Metamorphose (von Rana paradoxa) alle vorher vorhanden gewesenen (4) Schlundspalten, aber an der Stelle, wo die vorderste gewesen war, „entsteht von der Mundhöhle aus eine Ausstülpung der Schleimhaut jener Höhle, erscheint nach einiger Zeit als eine platte, schmale und nur mässig lange Tasche zwischen den angegebenen Teilen, und ist die erste Andeutung der Eustachischen Trompete (32 pag. 119)“. Diese dehnt sich später weiterwachsend zur Paukenhöhle aus. Rathke fasst also die Paukenhöhle als eine sekundäre Bildung auf, die nichts direkt mit Kiemenspalten zu thun hat. Die Lage der vordersten Kiemenspalte, an deren Stelle später die Tuba tritt, bezeichnet er durch die Angabe, dass die Spalte „vorne durch das Quadratbein und durch das Horn des Zungenbeines (welches Horn, wie bei den Grätenfischen, in einiger Entfernung von der Hirnschale dem Quadratbeine angeheftet ist), hinten aber durch den ersten oder vordersten Kiemenbogen begrenzt wird.“ Ich komme auf diese Angabe noch zurück, bemerke aber, dass die fragliche Spalte nach Rathkes eigener Auffassung der zweiten Schlundspalte entspricht. Darin findet er eine Ähnlichkeit zwischen Amphibien und Fischen, dass bei beiden aus dem „vordersten Schlundbogen“ der Unterkiefer und das Zungenbeinhorn werden, eine

trennende Spalte zwischen beiden Abteilungen des Bogens nicht zur Ausbildung kommt (32, pag. 35). — Reichert, der die Dinge offenbar ähnlich beobachtet hat, deutet sie nur etwas anders. Nach ihm ist (bei Rana fusca) in ganz jungen Stadien eine erste Schlundspalte vorhanden, die durchaus der ersten Spalte bei den Amnioten entspricht. Sie schliesst sich aber sehr frühzeitig, während sich aus der zweiten Spalte „öfters eine Eustachische Trompete, zuweilen auch eine Trommelhöhle" bildet (38, pag. 234). 1861 führte dann Rathke auch die Paukenhöhle der Anuren auf die erste Visceraltasche zurück, während Goette (75) wieder zu Reicherts Vorstellung gelangte, dass die zweite Schlundfalte der Anuren zur Paukenhöhle werde, dagegen die erste Schlundfalte zusammenschrumpft und entweder ganz vergeht oder mit den gleichen Resten der zweiten Falte zur Bildung der Halsdrüse sich zusammenthut. Aufs neue vorgenommen wurde die Entwickelung der Tuba auditiva beim Frosch durch F. Villy (90). Aber Villy kam zu einem ihn selbst nicht voll befriedigenden Resultate. Er fand bei Larven (Rana temporaria) von 8 mm fünf Schlundfalten entwickelt, von denen die erste, die Hyomandibularspalte, im Gegensatze zu den andern, das Ektoderm nicht erreicht, sondern im Mesoderm blind endet. Dieser Zustand ist der der höchsten Entwickelung der Hyomandibularspalte: dieselbe bricht also niemals durch. Gleich darauf wird sie wieder kleiner und ist schliesslich bei Larven von 20 mm ganz verschwunden. Erst bei Larven von 25 mm wird die Anlage der Tuba bemerkbar, als ein solider Zellstreif, der unter dem Palatopterygoidknorpel nach vorn verläuft und sich im Laufe der weiteren Entwickelung so weit ausdehnt, dass sein blindes Ende vor das Auge zu liegen kommt. Bei der Metamorphose soll dann der Zellstreif in einzelne Segmente zerfällt werden, die mit dem zurückweichenden Quadratum auch nach hinten bewegt werden, sich dann wieder sammeln und vom Rachen aus eine Höhlung erhalten. So kommt Villy zu dem Schluss, dass zwar ontogenetisch die Tube des Frosches sich nicht aus der Hyomandibularspalte bildet; doch möchte er sie trotzdem als Homologon der Hyomandibularspalte der Selachier ansehen und ihre eigentümliche Entwickelung als speziell durch das Larvenleben bedingt auffassen.

Ich selbst habe dann ([93], pag. 452 ff.) festgestellt, dass schon bei Larven von 10 mm, also in einem viel früheren Stadium als Villy meinte, die Anlage des späteren blinden Tubenendes in Form eines kurzen, transversal gerichteten Zellstranges ganz vorn, in der Orbitalregion, aussen vom Quadratum zu erkennen ist. Damit war erwiesen, dass dieses blinde Tubenende nicht erst sekundär als Auswuchs vom Rachen aus entsteht, sondern schon sehr frühzeitig vorhanden ist. Bei etwas älteren Larven

fand ich noch einen zweiten, hinteren Zellstreifen, der mit dem Epithel der Rachenhöhle zusammenhängt, und noch später schliesslich waren beide Abschnitte vereinigt. Über die Beziehung jenes Zellstreifens zur Hyomandibularspalte konnte ich damals ein Urteil nicht fällen und beschränkte mich so auf die Erklärung: „Durch die Thatsache, dass schon bei sehr viel jüngeren Larven, als Villy glaubte, die Anlage der Tuba Eustachii nachweisbar ist, erlangt die ganze Frage ein anderes Ansehen und würde sich wohl durch Untersuchung frühester Stadien leicht beantworten lassen." Auf Veranlassung von Boveri hat neuerdings (98) Spemann in einer ganz vortrefflichen Arbeit die Frage an Rana temporaria untersucht und ist dabei zu dem Schlusse gekommen, dass in der That die Tube von der ersten Schlundfalte aus ihre Entstehung nimmt. Die speziellen Prozesse dabei sind infolge der eigentümlichen Organisation des larvalen Kopfskeletts kompliziert. Spemann findet die erste Anlage der Tuba bei 7 mm langen Larven als einen vom oberen Teil der ersten Schlundfalte ausgehenden Strang, der sich in der Folge beträchtlich nach vorn hin verlängert, während gleichzeitig der Teil der ersten Schlundfalte, der zwischen Quadratum und Hyoid lag, schwindet. Spemann fasst den Vorgang so auf, dass die Zellen der ersten Falte sich umordnen, in den Strang einwandern. Bei dem Auswachsen des Stranges nach vorn hin wird derselbe aber zugleich verschmächtigt und büsst wohl auch seine Kontinuität vorübergehend ein. Jedenfalls bleibt aber das vorderste transversale Stück erhalten und auch die Einmündung in die Mundhöhle konnte Spemann immer feststellen. Später wird dann die Anlage der Tuba deutlich: sie nimmt genau denselben Verlauf wie jener Strang, sodass an der Identität beider Bildungen nicht zu zweifeln ist. Das ganze Auswachsen des Stranges betrachtet Spemann als eine spezielle Anpassung an das Larvenleben; sein Schlusssatz verdient besonders hervorgehoben zu werden: „Da sich nun die erste Schlundfalte in ganz typischer Weise bildet, die fertige Tuba in allem mit dem Spritzloch der Selachier verglichen werden kann, so dokumentiert sich ihr Auswachsen in jenen langen, nach vorn gerichteten Strang als eine Episode des Larvenlebens, der Zustand des fertigen Tieres ist, wie so häufig, der phylogenetisch ursprünglichere".

b) Annulus tympanicus.

In seiner ersten Arbeit über den Froschschädel (71) hat sich Parker über die Anlage des Annulus tympanicus und seine Herkunft nicht näher geäussert; thatsächlich hat er auch, wie er selbst später eingesteht, die Anlage des Annulus für die der Columella gehalten. Unter Berichtigung dieses Irrtums giebt er dann später (76 und 77) die seinerzeit für die Columella

behauptete Schilderung als gültig für den Annulus. Danach würde die Entstehung des Annulus in innigem Zusammenhang stehen mit der Metamorphose des larvalen Kieferapparates beim Frosch und bei Bufo. Einer der Fortsätze, die das larvale knorpelige Quadratum mit dem übrigen Schädel verbinden, nämlich der Processus oticus, der mit der Ohrkapsel verschmilzt, soll sich bei der Metamorphose ablösen, als „a little trifoliate cartilage“ frei werden und sich dann allmählich zum Annulus tympanicus umformen, während das Quadratum, nachdem es seine Stellung geändert, neue Befestigungen erlangt. Eine auffallend andere Darstellung giebt Parker von der Entstehung des Annulus bei Dactylethra: hier soll es ein langer Fortsatz des Tegmen tympani (d. h. eines Vorsprunges der Ohrkapsel) sein, der sich zum Annulus umbildet.

Ganz anders lautet die Darstellung von Villy (90), der ich selbst (93) mich in den Hauptpunkten anschliessen konnte. Was den Proc. oticus des larvalen Quadratums anlangt, so sei vorweg bemerkt, dass derselbe bei der Metamorphose zu Grunde geht (vergl. meine Darstellung [93]); in Bezug auf den von Parker ebenfalls für die Bildung des Annulus in Anspruch genommenen Fortsatz bei Dactylethra vermag ich ein Urteil nicht abzugeben.

Die Anlage des Annulus tympanicus ist, wie schon Villy fand und ich bestätigen konnte, geknüpft an das periphere blinde Ende der Tuba auditiva. Wie dieses, so konnte ich auch die Anlage des Annulus schon auf jüngeren Stadien erkennen als Villy. Ich fand sie als eine vom Quadratum ausgehende Zellwucherung an der unteren vorderen Ecke des sog. Processus muscularis des Quadratums, der zu dieser Zeit unterhalb des Auges sich findet. Die Zellmasse löst sich bald vom Quadratum los und vermehrt sich sehr beträchtlich, sodass sie das ganze blinde Ende der Tube umgiebt. Eine bestimmte geformte Anlage macht sich jedoch in ihr erst bemerkbar, wenn das Quadratum im Zurückweichen begriffen ist. Die Verknorpelung beginnt dann ventral und kranial von dem blinden Tubenende, sodass hier zunächst ein sichelförmiges Gebilde mit dorsal-caudal gekehrter Öffnung entsteht. Die Ergänzung zum geschlossenen Ringe erfolgt durch Wachstum an beiden Enden der Sichel, rascher aber vom unteren Ende aus nach hinten. Der Annulus, der, wie gesagt, weit vorn unter dem Auge entsteht, behält während der Stellungsänderung des Quadratums immer die gleiche Lage zu letzterem bei und wird von ihm nur etwas abgedrängt durch das zwischen beiden Gebilden entstehende Os tympanicum. Im übrigen rückt er aber mit dem Quadratum aus der Orbitalregion in die Labyrinthregion und erlangt hier schliesslich seine Befestigung durch Verwachsung mit der Crista parotica. Von ihm umschlossen

wandert auch das blinde Tubenende rückwärts, in dessen Nachbarschaft späterhin das Ligamentum suspensorio-columellare als Vorläufer der Columella auris auftritt. Dies wird im nächsten Absatz zur Sprache kommen.

c) Operculum und Columella auris.

Die Genese des Operculum und der Columella bei den Anuren ist schon von älteren Autoren untersucht worden. Huschke (24) kam dabei zu der Darstellung, dass das Operculum ein losgelöster Teil der Labyrinthkapsel sei, die Columella aber bei der Metamorphose aus den Kiemenbögen entstehe. Spezieller erklärt er später (26) den „Stapes" (d. h. eben die Columella) für den zusammengeschrumpften ersten Kiemenbogen. Sehr genaue Beobachtungen stellte als erster H. Rathke (32) an. Rathke konstatierte bei Rana paradoxa, dass das Operculum erheblich früher auftrete, als die Columella, und äusserte über die Entstehung des Operculum: „Übrigens muss ich noch bemerken, dass das Operculum, wie es mir geschienen hat, eigentlich nur ein losgetrennter Teil des Schläfenbeines, nicht aber ein ganz neu entstandenes Gebilde ist" (32 pag. 119). Auf einem weiteren Stadium der Metamorphose findet Rathke einen Faden, der vom vordersten Teil des Operculum zum Quadratum zieht. „Dieserhalb ist es wohl keinem Zweifel unterworfen, dass der beschriebene Faden seinen Ursprung von dem Deckel genommen hat." Der Faden wächst weiter aus und erreicht schliesslich die Haut. Er gliedert sich etwa in seiner Mitte in zwei Teile, von denen der innere dem Ambos, der äussere dem Hammer entspricht. (Dies ist alte Vorstellung: Die knöcherne Pars media mit der knorpeligen P. interna wurde dem Ambos, die knorpelige P. externa dem Hammer verglichen.)

Sehr bestimmt spricht sich auch Reichert (38) darüber aus, dass das Operculum nur ein Teil der Ohrkapsel sei, der sich aus der übrigen Ohrkapsel herauslöse. Von der Columella hält er es dagegen für wahrscheinlich, dass dieselbe sich wie die der Vögel, resp. wie der Stapes der Säuger, aus der oberen Abteilung des zweiten Visceralbogens herausbilde. Nach langer Pause nahm Parker (71) die Untersuchung der Frage wieder auf und gelangte dabei zu einer Bestätigung der Reichertschen Angaben. Die Schilderung von der Entstehung des Operculums beim Frosch lautet in Parkers erster Arbeit (71 pag. 156 und 157) dahin, dass die Ohrkapsel erst eine zeitlang in geschlossen knorpeligem Zustand bestehe, und dann erst das Operculum sich aus ihr herauslöse. Die Loslösung des obersten Abschnittes des Hyalbogens zur Bildung der Columella glaubte Parker ebenfalls beobachtet zu haben (71. pag. 169 ff., pag. 188 ff.). Freilich waren hier manche Irrtümer untergelaufen, auf die Huxley (75) hinwies. Hux-

ley sieht einerseits in dem Operculum weniger einen „Ausschnitt" aus der Ohrkapsel, als vielmehr eine Partie der Kapsel, die erst später verknorpelt als der übrige Teil, und ferner kam er zu einem ganz anderen Ergebnis in Betreff der Columella. Diese entsteht als ein Auswuchs von einem Knorpelkern aus, der vor dem Operculum, in Kontakt mit ihm, in der Fenestra vestibuli auftritt. Zur Zeit der Metamorphose wird der noch kurze Knorpelstiel durch ein Ligament an den hinteren Umfang des Quadratknorpels angeheftet; später, wenn die Paukenhöhle sich ausweitet, wird sein vorderes Ende nach der Haut hin abgelenkt und lässt den äusseren, in das Trommelfell eingebetteten Abschnitt entstehen. Huxley betont besonders, dass die Columella des Frosches nicht durch Umwandlung irgend eines Visceralbogen-Abschnittes, sondern von der Labyrinthkapsel aus entsteht, als Verknorpelung eines Bandes, das infolge seiner Beziehung zum N. facialis (derselbe läuft über das Band hinweg) als homolog dem Lig. suspensorio-stapediale der Urodelen aufgefasst werden müsse. Auf die von Huxley gezogenen Konsequenzen komme ich noch zurück.

Die Richtigkeit der Huxleyschen Angaben hat denn auch Parker in seiner zweiten Batrachier-Arbeit (76) selbst anerkannt (pag. 613) und eine entsprechende Darstellung für Bufo vulgaris gegeben.

Noch sei eines Unterschiedes gedacht, den Parker zwischen der Columella des Frosches und der von Bufo gefunden zu haben meint: beim Frosch soll die knorpelige Grundlage der Columella gegliedert werden in ein mediales (hinteres) und ein laterales Stück. Aus ersterem soll nur die Pars interna (Parkers Interstapediale), aus letzterem die Pars media und Pars externa (Mediostapediale und Extrastapediale) hervorgehen. Dagegen würde bei Bufo die knorpelige Grundlage nicht gegliedert, und erst durch den Ossifikationsprozess eine Segmentierung der Columella herbeigeführt.

Cope (89) macht einige sehr kurze, aber in den Thatsachen zutreffende Bemerkungen über die Bildung der Columella. Er hat darauf aufmerksam gemacht, dass der äussere Teil der Columella (sein „Epistapediale") selbständig, der übrige Teil aber von der Ohrkapsel aus verknorpele.

In neuerer Zeit haben Villy (90), Killian (90) und ich selbst (93) die Entstehung des schallleitenden Apparates bei den Anuren untersucht und sind dabei zu Resultaten gelangt, die im Wesentlichen unter einander und mit Huxleys Anschauung übereinstimmen, nämlich in der Überzeugung, dass ontogenetisch weder das Operculum noch die Columella irgend etwas mit dem Zungenbeinbogen zu thun haben und dass die Labyrinthkapsel die Stätte ist, von der aus ihre Bildung beginnt. Ausführlich habe ich diese Vorgänge in meiner Arbeit über den Frosch-

Schädel verfolgt, der ich hier einige diesbezügliche Angaben entnehme. Bei der ersten Anlage der Ohrkapsel wird von dieser und der Basalplatte eine grosse Lücke begrenzt: die primäre Fenestra vestibuli. Diese primäre Fenestra vestibuli verkleinert sich im Laufe der Entwickelung zunächst auf eine sekundäre Fenestra vestibuli. In dem Verschlussgewebe dieser sekundären Fenestra treten auf: 1. das Operculum, 2. die Pars interna columellae. — Das Operculum entsteht durch eine selbständige Verknorpelung des Gewebes, das den grösseren hinteren Abschnitt der sekundären Fenestra vestibuli verschliesst. Diese Verknorplung findet ziemlich frühzeitig während des Larvenlebens statt. In dem vorderen sichelförmigen Abschnitt der sekundären Fenestra vestibuli, der vom Operculum frei gelassen ist, entsteht als selbständige Verknorpelung die Pars interna columellae, die aber bald in knorpeligen Zusammenhang mit dem unteren Rande der Fenestra tritt. Die Verknorpelung beginnt erst gegen das Ende der Metamorphose und folgt dann einem Zuge dichteren Gewebes, der sich von der Fenestra vestibuli zum Quadratum erstreckt und den ich, wie Huxley, dem Lig. suspensorio-stapediale der Urodelen homologisierte, da der N. facialis, nachdem er durch die Vorgänge bei der Metamorphose seine definitive Richtung (von vorn nach hinten) erlangt hat, über das Band, resp. die in ihm entstehende Columella hinwegtritt. Durch die Stellungsänderung des Quadratums, die mit einer Zerstörung seiner hinteren Abschnitte beginnt, gelangt das distale Ende dieses Gewebszuges in engere Beziehungen zur Tuba auditiva und wird von dieser zur Haut abgelenkt, wo es dann aussen vom blinden Tuben-Ende, umzogen vom Annulus tympanicus, liegt. Die Verknorpelung des ganzen Stranges schreitet in centrifugaler Richtung, d. h. von der Labyrinthkapsel aus gegen die Peripherie vor und nur die Verknorpelung des äussersten Teiles habe ich in einigen Fällen als mehr selbständig gefunden (wie Cope). Zwischen der Pars externa columellae und dem Teil der Crista parotica, der genetisch zum Quadratum gehört, tritt eine sekundäre Verbindung durch den Processus ascendens auf. Das Hyale befindet sich beim ersten Auftreten der Columella noch in der vorderen Orbitalregion in Verbindung mit dem Quadratum; es hat zur Columella-Bildung durchaus keine Beziehungen. — Nach der Metamorphose findet eine Verengerung der „sekundären" Fenestra vestibuli auf eine „definitive" Fenestra vestibuli statt, die nur ungefähr der hinteren Hälfte der sekundären entspricht. Der vordere Abschnitt der sekundären Fenestra wird in eine Grube verwandelt, in der der Ductus fenestrae vestibuli liegt und die von der Pars interna columellae (dem Pseudoperculum) ebenso bedeckt wird, wie die Fenestra vestibuli selbst vom wahren Operculum.

C. Apoda.

In dem prächtigen Werke der Vettern Sarasin (90) findet sich auch eine Darstellung des „Stapes" von Ichthyophis glutinosus und seiner Beziehungen zu dem Quadratum. Der Stapes selbst (schon von Cuvier, Dugès, Joh. Müller, Wiedersheim gekannt) ist verknöchert und besteht aus einer Fussplatte nebst einem Stiel. Der Stiel wird, wie Wiedersheim bereits beschrieb, von einer Öffnung durchbohrt; F. und P. Sarasin erklären die Bedeutung derselben: sie rührt von einer Arterie her, die die genannten Autoren der A. perforans stapedia der Säuger

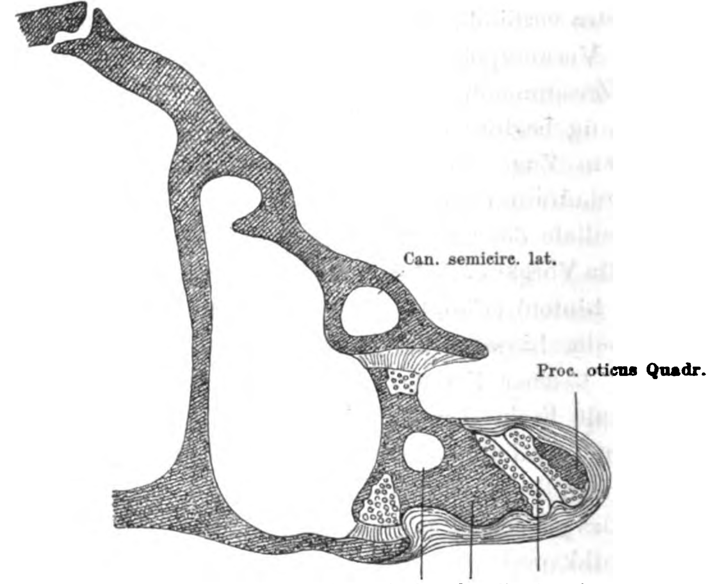


Fig. 6.

Schnitt durch die Columella und ihre Artikulation am Quadratum bei Ichthyophis glutinosus. Nach P. u. F. Sarasin.

gleichsetzen, Eine weitere interessante Eigenheit des Apoden-Stapes, die auch von Cope (88) für Dermophis festgestellt worden ist, beruht darin, dass das Ende des Stapes-Stieles an einem Fortsatze des knöchernen Suspensorium artikuliert. Der Fortsatz des Suspensoriums, an dem dies der Fall ist, wird von den Autoren als „Proc. oticus" bezeichnet, er trägt eine überknorpelte Gelenkfläche, an die sich der Stiel des Stapes anlegt, um mit ihr zu artikulieren (Fig. 6).

Die Entwickelung des „Stapes" von Ichthyophis glutinosus ist unlängst von Peter (98) beschrieben worden. Nach ihm zeigt das Gehörknöchelchen schon im knorpeligen Zustand eine höchst eigentümliche

Gestalt; es besteht nämlich aus zwei Teilen, einem langen dünnen Stab, der in der Mitte der Höhe der Fenestra vestibuli (die hier wie bei den anderen Amphibien als Lücke in der Ohrkapsel ausgespart bleibt) durch die ganze Länge derselben streng parallel der Längsachse des Kopfes zieht und einem Fortsatz, der mit verdicktem Ende sich gegen das Quadratum legt. Gegen den erstgenannten Teil wird der Fortsatz abgesetzt dadurch, dass er in zwei Schenkel auseinanderweicht, die die A. perforans stapedia umfassen. Peter spricht sich ganz entschieden dahin aus, dass die in der Fenestra vestibuli gelegene Strecke der Anlage nicht im Geringsten von dem Gewebe der Ohrkapsel abgegrenzt ist, „wohl der deutlichste Beweis dafür, dass der Stapes sich aus der Gehörkapsel herausschnürt". Die in der Fenestra gelegene Strecke ist die Anlage der „Fussplatte" zu der sie sich später verbreitert; der Fortsatz wird zu dem Stiel. Bei der Ausbildung des Gelenkes mit dem Quadratum beobachtete Peter ein interessantes Verhalten: es scheint die distale Partie des Säulchens gesonderten Ursprungs (resp. Abkömmling des Quadratum) zu sein. Zu einer genauen Entscheidung hierüber vermochte Peter nicht zu kommen. Die Verknöcherung des Stapes beginnt am Operculum schon beim Embryo; erst später wird auch der Fortsatz knöchern. Knorpelig bleiben das distale Ende des Stieles (das in Gelenkverbindung mit dem Quadratum tritt) und das rostrale Ende des Deckels. Der Knorpel an letzterer Stelle geht in das Bindegewebe über, welches das Gehörknöchelchen mit der Schädelseitenwand verbindet.

D. Deutung der Teile des schallleitenden Apparates bei den Amphibien.

Dass die Paukenhöhle der Anuren, wo eine solche vorhanden, auf eine Umwandlung der Hyomandibularspalte zurückzuführen ist, kann nach den Untersuchungen von Spemann nicht mehr fraglich sein. Damit werden alle älteren Vorstellungen, die teils die zweite Visceralspalte, teils die ganze Kiemenhöhle sich in die Paukenhöhle umwandeln liessen, hinfällig. Das Genauere ist bereits besprochen worden.

In naher Beziehung zur Paukenhöhle steht dann der Annulus tympanicus, dessen Herkunft vom Quadratknorpel auch keine Frage mehr sein kann. Dass er dem Spritzlochknorpel der Selachier verglichen werden darf, ist wohl wahrscheinlich, wenn auch Parker, der diesen Vergleich zuerst angestellt, zu ihm auf Grund einer durchaus falschen Annahme über die Genese des Knorpels gelangte. Der Gedankengang Parkers war der: der larvale Proc. oticus des Quadratknorpels der zum Annulus werden soll, entsteht als ein Auswuchs des Quadratums, und darf einem

Kiemenstrahl, wie sie sich an den Kiemenbögen der Selachier finden, verglichen werden. Nun ist aber nach Gegenbaurs Auffassung der Spritzlochknorpel der Selachier auch als ein modifizierter Kiemenstrahl des Palatoquadratums anzusehen; folglich darf auch jener „Mandibular branchial ray", der von dem Anurenquadratum auswächst und sich dann ablöst, dem Spritzlochknorpel verglichen werden.

Diese Beweisführung ist natürlich jetzt nicht mehr möglich; aber die Zugehörigkeit des Annulus tympanicus zum Quadratknorpel bleibt bestehen, und sie, sowie die Beziehung des Annulus zur Hyomandibularspalte lassen den Vergleich mit dem Spritzlochknorpel wohl als naheliegend erscheinen[1].

Auf einen grossen Widerspruch der Meinungen stösst man in Bezug auf die Auffassung des Operculum und der Columella der Amphibien. Fassen wir zunächst die Verhältnisse bei den Anuren ins Auge, so finden wir, dass ontogenetisch das Operculum als ein Teil der Labyrinthkapsel entsteht, der später verknorpelt als die übrige Kapsel und nicht in knorpelige Kontinuität mit ihr tritt. Die Columella aber entsteht durch Verknorpelung eines Streifens, der sich anfangs von der Labyrinthkapsel zum Quadratum erstreckt, bei der Metamorphose aber nach der Haut abgelenkt wird. Die Verknorpelung dieses Streifens beginnt labyrinthär, noch in dem Verschlussgewebe der Fenestra vestibuli, und schreitet distalwärts ohne Unterbrechung vor. Es kann nicht wohl zweifelhaft sein, dass jener Streifen von Bildungsgewebe, der die Columellabildung einleitet, dem Ligamentum suspensorio-stapediale der Urodelen entspricht, wie auch schon Huxley annahm. Dass sein distales Ende, das bei den Urodelen an den Quadratknorpel anstösst, bei den Anuren in so eigentümlicher Weise abgelenkt wird, wird verständlicher, wenn man diesen Vorgang in Verbindung bringt mit der Ablösung des Annulus tympanicus vom Quadratum. Sind auch ontogenetisch beide Vorgänge unabhängig von einander, so wird es doch erlaubt sein, einen ursprünglichen Zusammenhang zwischen beiden anzunehmen. Dabei wird noch einmal genauer zu prüfen sein, welche Bedeutung der von Cope und mir beobachteten Erscheinung zukommt, dass das distale, vom Annulus tympanicus umschlossene Stück der Columella selbständig verknorpelt. Da Peter auch bei Ichthyophis einen analogen Vorgang beobachtet hat, so verdient die Thatsache doch Beachtung. Sollte sich ergeben, dass diese äussere Partie in engerem genetischen Zusammenhang mit dem Quadratum, resp. der Anlage des Annulus tympanicus steht, so würde daraus eine

[1]) Dabei will ich indessen nicht unterlassen, zu erwähnen, dass Dohrn (85) eine ontogenetische Beziehung des Spritzlochknorpels der Selachier zum Palatoquadratum nicht hat finden können.



Stütze sich ergeben für die von Gegenbaur neuerdings (98) geäusserte Ansicht, dass der Ausgang für die Bildung der Membrana tympani eine mit dem Annulus tympanicus in Verbindung stehende Skelettbildung sei. Übrigens würde die Auffassung, dass nicht die äussere Haut und auch nicht die Schleimhaut den Anstoss zur Trommelfellbildung abgiebt, sondern die Knorpelplatte, die bei den Aglossa so gross ist, dass sie fast den ganzen Annulus ausfüllt, auch dann ihre Berechtigung behalten, wenn die genannte Knorpelplatte genetisch nichts mit dem Annulus zu schaffen hätte. Indessen möchte ich diese Genese des Trommelfelles doch zunächst nur für die Anuren gelten lassen, halte es aber nicht für ausgeschlossen, dass die Trommelfellbildungen bei den verschiedenen Wirbeltieren aus indifferenten Ausgangszuständen sich selbständig entwickelt haben. Ich werde darauf zum Schluss noch zurückkommen.

Zunächst stellt sich nun die schon oft diskutierte Frage, ob das Ligamentum suspensorio-stapediale, das wir als Ausgangsbildung für die Anuren-Columella kennen lernten, etwa dem Hyomandibulare der Selachier zu vergleichen sei. Da ist denn nun vor allem im Auge zu behalten, dass ontogenetisch jedenfalls nicht die Spur eines Zusammenhanges zwischen der Columella und dem Zungenbeinbogen nachweisbar ist, sodass, wer die Hyomandibula als dorsalen Abschnitt des Zungenbeinbogens betrachtet und zugleich an der Homologie der Columella mit der Hyomandibula festhält, auch die Konsequenz ziehen muss, dass die Hyomandibula bei den Anuren den Zusammenhang mit dem übrigen Zungenbeinbogen vollkommen aufgegeben hat und dafür schon sehr frühzeitig, in der ersten Anlage, mit der Anlage der Labyrinthkapsel verschmilzt. Es ist weiter ganz klar, dass bei solcher Annahme die Ontogenese zu einem recht irrelevanten Faktor bei der Beurteilung von Skeletteilen wird. Diese Spezialfrage besitzt also eine viel weiterreichende, eine ganz prinzipielle Bedeutung. Gewiss lassen sich eine Anzahl Momente anführen, durch welche die Annahme einer Zugehörigkeit der Columella zum Zungenbeinbogen trotz des Mangels jedes ontogenetischen Zusammenhanges viel von ihrem Paradoxen verliert. Vor allem die Larvenstellung des Quadratums, der der Hyalbogen folgt. Man bedenke, dass bei der Froschlarve das Kiefergelenk vor der Orbitalregion, der Zungenbeinbogen ebenfalls vor dem Auge an der Unterfläche des Quadratknorpels liegt. Das ist eine ganz absonderliche Stellung, wie sie das Larvenleben, die Ausbildung des larvalen Kieferapparates, mit sich bringt. Welche Alterationen dadurch auf andere Teile ausgeübt werden, zeigt am besten die Entwickelung der Tube, wie sie oben geschildert wurde. Auch die erste Kiemenspalte wird durch jene larvale Quadratstellung beeinflusst: sie wird sogar in einzelne Stücke zer-

legt, die vorübergehend ihren Zusammenhang verlieren, um sich später erst wieder zu finden. Ich stimme Spemann vollkommen bei, wenn er das Auswachsen der Tube in einen langen nach vorn gerichteten Strang als „eine Episode des Larvenlebens" bezeichnet, und hinzufügt: „der Zustand des fertigen Tieres ist, wie so häufig, der phylogenetisch ursprünglichere." Bei der Tube sind wir nun in der glücklichen Lage, dass es sich um Epithelzellen handelt, die leicht zu erkennen und von der Umgebung zu unterscheiden sind, selbst wenn sie ganz verstreut und vereinzelt liegen. Bei Skelettanlagen liegen die Dinge viel schwieriger. Ein Hauptkriterium, an dem wir diese erkennen, ist ja gerade die dichtere Gruppierung ihrer zelligen Elemente! Der vereinzelten embryonalen Mesodermzelle können wir aber mit den bisherigen Methoden leider noch nicht ansehen, was aus ihr werden soll. Das ist ja überhaupt die grösste Schwierigkeit, mit der die Ontogenese des Knorpelskeletts zu kämpfen hat: die Erkennung der „Anlagen" als solcher. Schliesslich sehen wir sie doch erst, wenn sie an Ort und Stelle sich verdichten; was für Verlagerungen sie durchmachten, solange sie für unsere bisherigen Methoden noch latent, noch nicht erkennbar waren, vermögen wir nicht zu sagen[1].

Ich möchte also die Vorstellung, dass die Anuren-Columella, trotzdem sie ontogenetisch im Zusammenhang mit der Labyrinthkapsel auftritt und von dieser aus sich entwickelt, doch auf die Hyomandibula zurückzuführen ist, nicht für so absurd halten, als sie zuerst scheinen könnte. Wie Huxley betont hat, ist das Verhalten des N. facialis zu beiden Gebilden das gleiche, und es bleibt immerhin schwer, sich vorzustellen, dass das Skelettmaterial, das die Hyomandibula der Fische bildete, bei den Amphibien ganz zu Grunde gehen soll. Übrigens wäre auch die Ontogenese der Fisch-Hyomandibula mit besonderer Rücksicht darauf noch zu prüfen, wieweit denn bei ihr der Zusammenhang mit dem übrigen Zungenbeinbogen zum Ausdruck kommt! Es ist nicht meine Aufgabe, und würde diesen Aufsatz ins Unendliche verlängern, wollte ich die Beziehungen der Hyomandibula zum Zungenbeinbogen überhaupt diskutieren. Aber bekanntlich hat auch bei den Rochen die ontogenetische Betrachtung dazu geführt, die Zusammengehörigkeit von Hyomandibula und Zungenbeinbogen zu bestreiten (Dohrn [85]).

Dass das von der Columella selbständige „Operculum" die Anuren, der Labyrinthkapsel zuzurechnen ist, scheint mir zweifellos. Es entsteht

[1]) Die grösste Beachtung bei der Entscheidung dieser Frage verdienen Borns Zerschneidungs- und Verwachsungsversuche, aus denen hervorgeht, dass schon auf einem sehr frühen Stadium die Skelettanlagen örtlich ausgeteilt sind und ganz unabhängig von einander und ohne Rücksicht auf den Zusammenhang mit den zugehörigen Teilen zur Entwickelung kommen (Born [97]).



durchaus in dem periotischen Gewebe als ein später verknorpelnder Abschnitt desselben.

Von grossem Interesse sind die Verhältnisse bei Pipa, und diese verdienten wohl, einmal speziell bearbeitet zu werden. Soweit man aus Parkers nicht ganz klarer Darstellung und aus den Angaben anderer Autoren entnehmen kann, ist bei Pipa nur ein Element vorhanden, das die Eigenschaften der Columella und des Operculum in sich vereinigt. Es wird sich die Frage ergeben, ob in diesem einen Elemente wirklich ein Gebilde zu sehen ist, das den beiden der anderen Anuren entspricht oder nur die Columella. Die Wahrscheinlichkeit spricht für die erste Alternative, da es schwer denkbar ist, dass das Operculum, das allenthalben als das konstantere Element erscheint, unterdrückt sein sollte. In Anbetracht der von Parker erwähnten Verhältnisse, dass die Fenestra vestibuli bei Pipa klein ist, und das Operculum und die Columella gleichzeitig entstehen, wird man sich den Vorgang im Sinne einer „Fusion primordiale" denken können, wenn es nicht überhaupt richtiger ist, den kontinuierlichen Übergang des Operculum in die Columella als den ursprünglichen Zustand aufzufassen und die Loslösung beider von einander als den sekundären, bedingt durch die starke Entwickelung der Fossa fenestrae vestibuli und des in ihr gelegenen Lymphraumes.

Auch bei einem Vergleich der Mittelohr-Gebilde der Urodelen und Anuren kommt vor allem der Umstand in Frage, dass bei den Urodelen immer nur ein Element, ein Operculum mit oder ohne Stiel, vorhanden ist. Diese Differenz wird noch schärfer betont durch eine andere, ontogenetische Erscheinung: das Operculum der Anuren entsteht frühzeitig im hinteren Abschnitt der Fenestra vestibuli, und erheblich später tritt im vorderen Abschnitt die Pars interna Columellae auf, während bei den Urodelen die Verknorpelung im vordersten Teil der Fenestra beginnt und erst von hier aus gleichmässig vorschreitend die ganze Fenestra ausfüllt. Angesichts dieser Thatsache könnte man auf die Vermutung kommen, dass das „Operculum" der Urodelen gar nicht der gleichnamigen Bildung der Anuren, sondern der stark vergrösserten Pars interna Columellae der letzteren entspricht. Miss Platt hat in der That diese Vermutung geäussert. Ich kann mich auch dieser Vorstellung darum nicht anschliessen, weil mir scheint, dass doch das wesentliche der Verschluss der eigentlichen Fenestra vestibuli ist, und dass dementsprechend in dem Operculum das konstantere Element vermutet werden darf. Das fand sich ja auch vollauf bestätigt bei den Anuren, wo die Columella so vielen Schwankungen unterliegt, das Operculum aber mehr oder minder unverändert erhalten bleibt.

Es bieten also schon sehr nahestehende Formen, die Phaneroglossa, Pipa und die Urodelen, sehr bedeutende Unterschiede, die vollkommen klar im Augenblick noch nicht zu übersehen sind. Als hypothetische Ausgangsform für die verschiedenen Zustände kann man ein Skelettstück sich denken, das ventral vom N. facialis sich von der Labyrinthkapsel zum Quadratum erstreckte und in so innige Beziehung zur Labyrinthkapsel getreten ist, dass es sogar auf Kosten von deren Substanz sich vergrössert, eine „Fussplatte" labyrinthärer Herkunft erlangt hat. Welchem Mutterboden der extralabyrinthäre Teil jenes Skelettstückes entstammt, dafür hat die Ontogenese bisher keinen Anhalt geboten, denn wenn auch beobachtet ist, dass die Bildung jenes Stranges vom Labyrinth aus in centrifugaler Richtung vorschreitet, so folgt daraus noch nicht die Berechtigung, jenes Gebilde als einen Auswuchs der Labyrinthkapsel in dem Sinne zu betrachten, dass auch das Bildungsmaterial von ihr abstammte. Der Vergleich mit niederen Formen (Fischen) und mit höheren (Säugern) weist darauf hin, dass jener extralabyrinthäre Teil seiner Substanz nach wahrscheinlich dem Zungenbeinbogen entstammt, aber die Ontogenese hat den Beweis hierfür bei den Amphibien bisher nicht erbracht [1]).

Als einfachste Form jenes Skelettstückes erscheint die Columella, d. h. das Operculum mit seinem Fortsatz, etwa bei Cryptobranchus oder Menopoma; andere Urodelen haben die Verbindung mit dem Quadratum verloren und es ist nur der labyrinthäre Deckel übrig geblieben (Salamandrina). Es scheint, dass dieser auch eine neue, über dem Facialis gelegene Verbindung mit dem Quadratknorpel eingehen kann (s. oben: Siredon). Bei den höheren Anuren ist zweierlei eingetreten: die Ausbildung der Fenestra vestibuli hat zur Loslösung eines labyrinthären Stückes (als Operculum) von dem Stiel geführt, der nun als Columella zusammen mit einem anderen labyrinthären Abschnitt, der seine Fussplatte bildet, selbständig ist. Ausserdem hat die Columella sich vom Quadratum gelöst und ihr freies Ende ist (unter Vermittlung eines vom Quadratum stammenden Elementes?) in ein Trommelfell eingeschlossen worden.

Bei den Apoden schliesslich liegen ganz ähnliche Verhältnisse vor wie bei den Urodelen: Kontinuität zwischen Stiel und Platte, Anlagerung an das Quadratum. Ja es kommt sogar zur Gelenkverbindung zwischen Columella und Quadratum. Von Interesse wäre es, das Verhalten des

[1]) Höchstens käme die Beobachtung von Miss Platt in Frage. Dagegen bietet, wie oben gezeigt, Witebskys Befund keinen Beweis, und wenn unsere Schlussfolgerungen auch ähnlich lauten, so lege ich doch Wert darauf, scharf zu unterscheiden zwischen wirklich Beobachtetem und Hypothetischem.



Facialis zu der Columella kennen zu lernen; bei F. und P. Sarasin, sowie bei Peter fand ich keine bestimmte Angabe darüber. —

Eins ergiebt sich wohl zur Genüge aus dieser Zusammenstellung: dass auch bei den Amphibien noch mancherlei Punkte eine eingehendere Behandlung verlangen, als ihnen bisher zu Teil geworden.

2. Sauropsiden.

Die Mittelohr-Verhältnisse bei den Sauropsiden sind zwar im Einzelnen unter sich recht verschieden, erscheinen aber doch alle, wenn man von denen bei den Schlangen absieht, nach einem einheitlichen Plane angeordnet. Leider ist das Sauropsiden-Mittelohr noch durchaus nicht umfassend und eindringend genug bearbeitet, sodass noch viel zu einer klaren Übersicht über das ganze Gebiet fehlt. Der es zuerst grundlegend bearbeitete, war C. Hasse 1873; seitdem ist für die meisten Formen sehr wenig hinzugekommen. Nur für die Saurier und für Sphenodon liegt eine umfassende, ausserordentlich gründliche neue Darstellung vor: von J. Versluys (98). Kann ich auch mit den allgemeinen Schlussfolgerungen des Verfassers durchaus nicht übereinstimmen, so trage ich kein Bedenken, die Arbeit als eine zootomische Leistung ersten Ranges zu bezeichnen, die mit der Fülle ihres Thatsachen-Materiales und der Sorgfalt ihrer Darstellung zu dem Gediegensten gehört, was die Litteratur auf diesem Gebiete aufzuweisen hat. Da durch sie die Saurier-Verhältnisse erschöpfend bekannt sind, stelle ich die Saurier an den Anfang der Sauropsiden.

Von der älteren Litteratur sind zu nennen: Geoffroy St. Hilaire, dessen Abhandlung über die Gehörwerkzeuge ich nicht erlangen konnte, Scarpa (1789), Pohl (1818), Cuvier (Ossemens fossiles), vor allem: Windischmann (1831). Über das Gehörorgan der Vögel hat Breschet (1836) ausführlich gehandelt, das der Eidechse und Blindschleiche wurde 1872 von Leydig vortrefflich beschrieben.

A. Saurier.

Ausgebildete Zustände.

Der typische Zustand der Mittelohr-Gebilde bei den erwachsenen Lacertiliern bietet nach Versluys folgendes.

Die Paukenhöhle ist ein geräumiger Recessus der Rachenhöhle, welcher kaudal vom Quadratum und von den Muskeln der Temporalgrube liegt. Sie steht mit der Rachenhöhle meist in weiter Kommunikation; zur Bildung einer *Eustach*ischen Röhre kommt es also nicht.

Da sie nicht von einem einzigen Knochen begrenzt wird, sondern den zwischen sehr verschiedenen Muskeln und Skelettteilen ausgesparten Raum einnimmt, ist ihre Form unregelmässig und bei den verschiedenen Lacertiliern auch sehr verschieden. Ihre Abgrenzung gegen die Temporalgrube kommt durch eine Scheidewand zustande, deren mittlerer Teil lediglich membranös ist; diese Membran ist ausgespannt in einer knöchernen Umrahmung, die vom Processus paroticus der Ohrkapsel, dem Quadratum, Pterygoideum und Prooticum gebildet wird. Da die genannten Knochen, mit Ausnahme des Prooticums, mehr oder weniger Tragstücke des Unterkiefers sind, so ist ihre Form und Lage von letzterem abhängig, indirekt also auch von der Art der Nahrungsaufnahme. Auch die Gesamtform des Kopfes spielt eine grosse Rolle: bei grabenden Tieren mit sehr schmalem und massivem Schädel ist auch die Paukenhöhle ein sehr flacher Raum. In einer Falte der Paukenhöhlenschleimhaut liegt die Columella auris, die aus zwei Stücken, dem knöchernen Stapes und der knorpeligen Extracolumella (Gadow) besteht. Letztere ist in das Trommelfell, wo ein solches vorhanden ist, eingewebt. Im übrigen werden die Besonderheiten beider Elemente später noch zur Sprache kommen.

Das Trommelfell, zwischen dem Os quadratum, dem Processus retroarticularis des Unterkiefers und dem M. depressor mandibulae ausgespannt, lässt drei Schichten, die innere, der Paukenhöhlenschleimhaut angehörige, die mittlere fibröse und die äussere (modifizierte Haut-)Schicht unterscheiden. Genauer hat Moldenhauer (77) darüber gehandelt.

Lage und Ausbildung des Trommelfelles unterliegen vielen Schwankungen. Bei sehr vielen Lacertiliern tritt eine äussere Gehörhöhle auf, durch deren Ausbildung das Trommelfell in die Tiefe versenkt wird. Dabei kann das sehr grosse und feste Trommelfell bis auf eine kleine äussere Gehöröffnung von der Aussenwelt abgeschlossen werden. Bei einem Teil der Geckoniden tritt ein besonderer Schliessmuskel dieser letzteren Öffnung auf. Im übrigen zeigt die äussere Gehörhöhle sehr verschiedene Ausbildungszustände, die zu schildern hier zu weit führen würde.

Bekanntlich fehlt bei einer Anzahl von Lacertiliern ein Trommelfell. Versluys fasst diesen Mangel als durch Rückbildung bedingt auf, und zeigt, dass derselben sowohl ein oberflächlich, wie ein tief gelagertes Trommelfell anheimfallen kann. Als ein Beispiel für die Rückbildung des oberflächlich gelegenen Trommelfelles sei Draco angeführt. Hier ist der Grund der Rückbildung zu sehen in einer Veränderung der äusseren Schicht des Trommelfelles, die wieder den Charakter der normalen, beschuppten Haut annimmt (so bei Draco lineatus). Die Rückbildung eines in die Tiefe versenkten Trommelfelles bietet z. B. Anguis dar. Die sich widersprechen-

den Angaben früherer Autoren über das Vorhandensein oder Fehlen einer äusseren Gehöröffnung entscheidet Versluys dahin, dass in der That ein kanalförmiger Rest einer äusseren Gehörhöhle vorhanden ist, der an der Basis einer Schuppe durch eine sehr kleine Öffnung nach aussen mündet. Nach innen zu breitet er sich etwas aus über ein straffes Bindegewebe, das die mittlere Schicht des Trommelfelles repräsentiert. Die Paukenhöhle erstreckt sich bis an diese Bindegewebeschicht heran, in der auch das Ende der kurzen Extracolumella liegt. Hier ist also anzunehmen, dass die Rückbildung des Trommelfelles durch Verschluss der äusseren Ohröffnung und Reduktion der Gehörhöhle zustande kam. Als Grund dafür ist bei den Anguiden wie auch bei den Scinciden die grabende Lebensweise anzuführen. So haben denn auch alle typischen Grabformen unter den Lacertiliern ihr Trommelfell verloren (Anniellidae, Amphisbaenidae, Anelytropidae, Dibamidae). Auch bei zahlreichen Agamiden fehlt, — aus unbekannter Ursache — ein Trommelfell, und dasselbe ist auch bei Chamaeleo der Fall. Die allgemeinste Rückbildung des Mittelohres zeigen die Amphisbaeniden; hier fehlt nicht nur ein Trommelfell, sondern auch eine Paukenhöhle.

Gegenüber der Variabilität, die sich in der Ausbildung des Trommelfelles und der äusseren Gehörhöhle zeigt, bietet die Columella auris im wesentlichen konstante Befunde, wenn auch ihre formale Ausgestaltung schwankt.

Wie schon gesagt, besteht sie aus einem inneren Stück, das Versluys als Stapes bezeichnet, und einem äusseren, der Extracolumella (Gadow). Die Verbindung zwischen diesen beiden Abschnitten ist von früheren Autoren in verschiedener Weise beschrieben worden. Versluys hat gerade diesem Punkte besondere Aufmerksamkeit geschenkt und ist dabei zu dem Resultate gekommen, dass jene Verbindung alle möglichen Ausbildungen zeigt, vom wahren Gelenk bis zur kontinuierlichen Vereinigung. Zu den Formen mit deutlichem Gelenk gehören z. B. Uromastix, Iguana, Heloderma, Varanus; bindegewebige Verbindung bietet Draco volans, Chamaeleo vulgaris, während schliesslich jede Spur einer Trennung fehlt bei den Geckonen, bei Agama, Phrynosoma, Anguis u. a. Nach Versluys' Ansicht haben wir hier verschiedene Etappen eines Rückbildungsprozesses vor uns: er nimmt an, dass die Stammformen der Lacertilier zwischen dem Stapes und der Extracolumella ein funktionierendes Gelenk besassen, das aber im Laufe der Zeit seine Funktion verlor und so zu einer kontinuierlichen Verbindung umgestaltet wurde. In Zusammenhang damit bringt Versluys das Verhalten eines Muskels der Extracolumella, der früher vielleicht funktionierte und damit das Gelenk be-

wegungsfähig erhielt, jetzt aber rudimentär ist. Wir werden auf diesen noch zurückkommen.

Der Stapes ist eine meist sehr dünne knöcherne Säule; nur bei Amphisbaena und Trogonophis ist er kurz und dick. Medial verbreitert er sich zu einer Fussplatte, die entweder von dem Stiel scharf abgesetzt und gross ist, oder nur das etwas verdickte mediale Ende des Stieles darstellt. Sie ist knöchern, mit knorpeligem Saum, meist oval, aber auch rund. Das laterale Ende des Stieles geht entweder direkt in die knorpelige Extracolumella über, oder endet in einer knorpeligen Epiphyse. Eine sehr interessante Formeigentümlichkeit zeigt der Stapes einiger Geckoniden, nämlich Pachydactylus bibroni, Hemidactylus frenatus und Tarentola annularis; hier ist der Stapes am Übergange seines Stieles in die Fussplatte durchbohrt, und bekommt dadurch eine grosse Ähnlichkeit mit dem der Säuger, abgesehen davon, dass der Stiel bei den Lacertiliern immer viel länger ist, als der bei den Säugern distal von dem Loch liegende Stielabschnitt (Fig. 7). Die Durchbohrung kommt zustande durch eine Arterie,

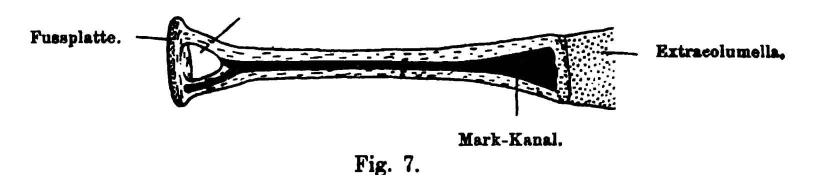


Fig. 7.

Pachydactylus bibroni. Linker Stapes. Nach Versluys.

wie sie sich auch bei einigen Säugern zeitlebens und bei allen embryonal findet (siehe. Säuger). Trotz einiger Differenzen des Verlaufes und der Verbreitung homologisiert Versluys doch diese Arterie der A. stapedialis der Säuger. — Die hyalin-knorpelige, hin und wieder verkalkende Extracolumella lässt einen Stiel und einen Insertionsteil unterscheiden. Der Stiel, der die Verbindung mit dem Stapes vermittelt, setzt die Richtung des letzteren fort und ist von sehr verschiedener Länge. Er geht gewöhnlich kontinuierlich in den Insertionsteil über, der mit der Mitte seiner Länge rechtwinkelig an den Stiel anstösst und gewöhnlich so gelagert ist, dass die eine Hälfte dorsal- und kaudal, die andere ventral und nach vorn gerichtet ist. Versluys bezeichnet die hintere Hälfte als Pars superior, die vordere als Pars inferior; Parker nannte die P. superior „Suprastapedial", die P. inferior „Extrastapedial". Der Insertionsteil der Extracolumella liegt im Trommelfell; der hintere Teil reicht bis zum hinteren dorsalen Rande desselben, der vordere Teil etwa bis zur Mitte des Trommelfelles. Hin und wieder ist nicht der ganze Insertionsteil als gerader Stab

in das Trommelfell eingeschlossen, sondern seine Mitte liegt medial von dieser Membran (Fig. 8). Stets aber werden die Pars superior und Pars inferior verbunden durch ein sehniges Band („Sehne" der Extracolumella), das in das Trommelfell eingewebt ist und von der Pars superior extra-

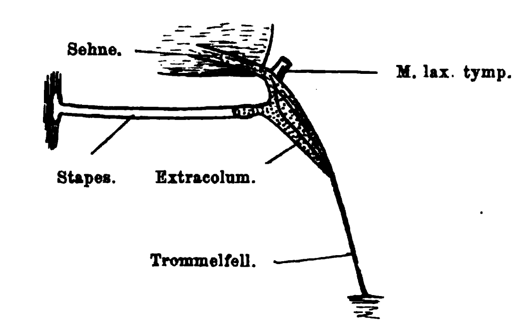


Fig. 8.

Gecko verticillatus. Rechte Columella, schematisch. Nach Versluys.

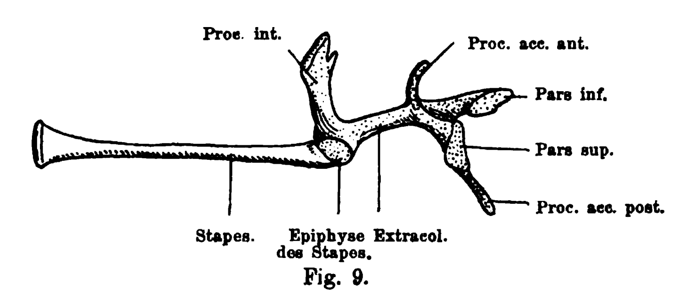


Fig. 9.

Iguana tuberculata. Rechte Columella auris, von der Dorsalseite. Nach Versluys.

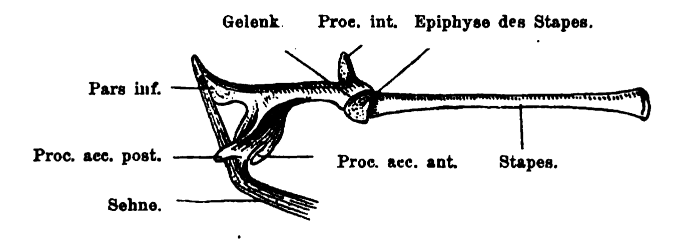


Fig. 10.

Iguana tuberculata. Rechte Columella auris, von der Ventralseite.

columellae aus zum Processus paroticus aufsteigt, wo es sich befestigt. Dieses Band, in dem Versluys einen rudimentären Muskel erblickt, wird uns gleich noch näher beschäftigen. Vorher sei noch bemerkt, dass bei einzelnen Formen noch accessorische Fortsätze der Extracolumella vorkommen, die sich aber als ganz spezielle Bildungen erweisen. (Fig. 9 u. 10.)

Dagegen besitzt ein Fortsatz eine ganz besondere Wichtigkeit: der Processus internus von Versluys oder das „Infrastapediale" Parkers. Dieser Fortsatz geht vom Stiel der Extracolumella, neben der Verbindungsstelle mit dem Stapes, aus und verläuft nach vorn und etwas dorsalwärts gegen das Quadratum hin, mit dessen Periost seine Spitze verbunden ist. Der Fortsatz zeigt verschiedene Abweichungen und zwar in zwei Richtungen: einerseits kann er fehlen, wie bei Geckoniden, Sciniden, Anguiden, andererseits kann er verlängert sein und am Quadratum noch eine Strecke weit ventralwärts ziehen. Frühere Autoren haben ihn bis zum Unterkiefer verfolgen wollen, doch gelang dies Versluys nicht. Aber auch Versluys kommt auf Grund seiner Befunde zu der Vorstellung, dass der Fortsatz eine sehr alte Verbindung der Extracolumella mit dem Quadratum darstellt und früher weiter ventralwärts ging. — Die angeführten Momente sind typisch für die Columella der Lacertilier. Von Besonderheiten sei das Verhalten von Chamaeleo erwähnt, wo zwar eine Paukenhöhle, aber kein Trommelfell vorhanden ist. Die Columella auris besteht trotzdem mit ihren beiden Abschnitten, die kontinuierlich ineinander übergehen. Der Insertionsteil der Extracolumella ist am inneren Umfang des Quadratums befestigt, an dem sich auch der kräftige Processus internus anheftet.

Noch merkwürdiger verhält sich Amphisbaena, der Trommelfell und Paukenhöhle fehlen. Die sehr grosse Fussplatte des Stapes ist so befestigt, dass sie keine Bewegungen mehr ausführen kann, der Stiel des Stapes ist kurz. An sein Ende schliesst sich die Extracolumella an als ein langer dünner Knorpelstab, der lateral vom Quadratum und vom Unterkiefer nach vorn zieht und in der Lederhaut etwas vor dem Mundwinkel endet. Die funktionelle Bedeutung des Stabes ist ganz unklar.

Schliesslich erfordert das Verhalten des Cornu principale des Zungenbeins[1]) noch eine kurze Betrachtung. Nur bei den Geckoniden und Uroplatiden, unter den von Versluys untersuchten Formen, steigt das Hauptzungenbeinhorn als ein vollständig hyalinknorpeliger Stab hinter dem Trommelfell dorsalwärts bis zum lateralen Ende des Processus paroticus. Hier verbreitert sich sein dorsales Ende, sodass es auf dem Processus paroticus eine viereckige Knorpelplatte bildet. Diese Platte ist gegen das ventralwärts ziehende Zungenbeinhorn zwar abgegliedert, gehört aber doch unzweifelhaft zu demselben. Die dorsale Endplatte liegt am dorso-kaudalen Rande des Trommelfells und nimmt einen beträchtlichen Anteil an der Begrenzung der äusseren Gehörhöhle. Bei den übrigen Lacertiliern hat

[1]) Ich bezeichne als Cornu principale das Horn, das dem embryonalen Zungenbeinbogen entstammt.

der Zungenbeinbogen eine Verschiebung nach hinten erfahren und das obere Ende des Cornu principale endet frei, manchmal durch ein Band verbunden mit einem Knorpelstück, das dem Processus paroticus aufliegt und das Versluys auf Grund des Vergleiches mit Gecko für einen dorsalen Teil des Zungenbeinbogens hält. Dieses Knorpelstück hat Versluys bei vielen Formen gefunden; daneben aber noch wiederholt ein anderes, von dem die nachher zu erwähnende Sehne der Extracolumella entspringt. Auch dieses Stück rechnet Versluys dem Zungenbeinbogen zu.

Muskeln.

Auch über Muskeln des Mittelohres verdanken wir Versluys ausgedehnte Angaben. Danach fehlen den meisten Lacertiliern im ausgebildeten Zustande Muskeln der Columella auris vollständig, wie schon Windischmann, Leydig und Killian angegeben. In Betracht kommen nur: 1. ein bei den Geckoniden vorhandener M. laxator tympani und 2. ein wahrscheinlich allen Sauriern im Embryonalzustand zukommender M. stapedius.

1. Der den erwachsenen Geckoniden eigentümliche Muskel entspringt von dem dorsalen, verbreiterten Ende des Zungenbeinbogens, das sich dorso-kaudal von dem Trommelfell an den Processus paroticus der Labyrinthkapsel anlegt und inseriert, nach vor- und abwärts ziehend, an einem accessorischen Fortsatz (Processus accessorius posterior) der Extracolumella. Seiner Funktion nach betrachtet ihn Versluys als einen Erschlaffer des Trommelfells, seiner Herkunft nach rechnet er ihn mit Wahrscheinlichkeit zur Facialismuskulatur, als Derivat des M. sphincter colli oder des M. depressor mandibulae.

2. Bei Embryonen von Lacerta agilis hat C. K. Hoffmann (89 und 91) einen M. stapedius beschrieben, der von dem Processus paroticus der knorpeligen Labyrinthkapsel entspringt und sich an den Rand und an die Aussenfläche des in das Trommelfell eingelassenen Insertionsteiles der Extracolumella ansetzt. Er wird vom N. facialis innerviert. Auch Killian (90a und b) hat einen embryonalen M. stapedius der Saurier gefunden, der sich, seiner Schilderung entsprechend, vom M. depressor maxillae inferioris abspaltet. Sein Verlauf ist nicht weiter angegeben; wahrscheinlich handelt es sich aber um denselben Muskel, den auch C. K. Hoffmann gesehen hat.

Offenbar ist Versluys ganz im Recht, wenn er der Ansicht ist, dass dieser letztere bei Lacertilierembryonen nachgewiesene Muskel der von ihm bei allen Sauriern gefundenen Sehne der Extracolumella entspricht. Der Muskel degeneriert also bei den erwachsenen Lacertiliern; dass er embryo-

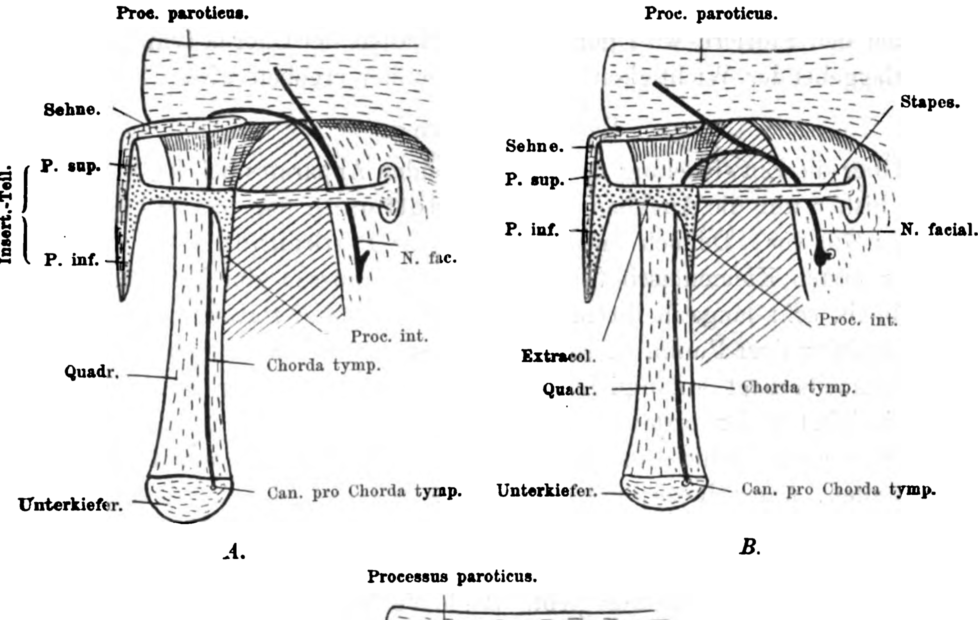
nal noch angelegt wird, ist aber interessant, einmal aus vergleichend-anatomischen Rücksichten und ferner, weil dadurch dieser Befund in Einklang steht mit der Anschauung von Versluys, dass allen Lacertiliern einmal eine Gelenkverbindung zwischen dem „Stapes" und der Extracolumella zukam.

Chorda tympani.

Von besonderer Wichtigkeit, auf die auch Versluys bereits mit Bestimmtheit hingewiesen hat, ist das Verhalten der Chorda tympani. Der Verlauf dieses Nerven steht in einer offenbaren Beziehung zu dem Processus internus der Extracolumella. Überall tritt der hintere Hauptstamm des N. facialis in der Richtung von vorn nach hinten über den Stapes hinweg. Der Verlauf der Chorda tympani bei den Lacertiliern kann aber ein dreifacher sein: entweder (Schema A) die Chorda läuft aussen um die Sehne der Extracolumella herum, dann nach vorwärts und über die Extracolumella, lateral von ihrem Processus internus, hinweg; oder (Schema B) sie wird ebenfalls abgegeben, nachdem der Facialisstamm über den Stapes hinweggetreten ist, zieht aber dann medial von der Sehne der Extracolumella nach vorn und überschreitet die Extracolumella lateral vom Processus internus, oder endlich (Schema C) die Chorda geht mehr oder weniger weit vorn von der Columella auris von dem Facialisstamme ab und zieht von dieser Stelle aus auf der vorderen Paukenhöhlenwand in beinahe geradem Verlaufe zu ihrem Loch im Unterkiefer. Dieser letztere Verlauf, der viel kürzer ist als der in den beiden ersten Fällen, findet sich nur bei Tieren, denen ein Processus internus der Extracolumella fehlt, nämlich bei allen Geckoniden, Uroplates und bei Amphisbaena.

Versluys hat die Frage aufgeworfen, wie diese verschiedenen Verlaufsmodi der Chorda tympani zu verstehen seien und ist dabei zu der, wie ich glaube, durchaus zutreffenden Anschauung gelangt, dass man den längeren Verlauf der Chorda, also Schema A oder B, als den primitiven zu Grunde legen müsse. In der That lässt sich Schema C sehr leicht von Schema B ableiten, denn bei C fehlt ein Processus internus der Extracolumella, um den herum die Chorda bei B eine Schlinge bildet. Wollte man B von C ableiten, so würde man auf die grosse Schwierigkeit stossen, dass dann der Nerv den Processus internus passieren müsse. Die Verbreitung des Processus internus der Extracolumella spricht auch für das hohe Alter des Fortsatzes und lässt das Verhalten bei Gecko, wo er fehlt, als das weit abgeänderte erscheinen. Ich glaube demnach, dass an der Richtigkeit der Auffassung von Versluys nicht gezweifelt werden kann. Eine Unsicherheit könnte sich nur darüber erheben, ob Schema A oder B

(Verlauf der Chorda aussen um die Sehne herum oder innen von derselben) den primitiveren Zustand bezeichnet. Versluys entscheidet sich für B



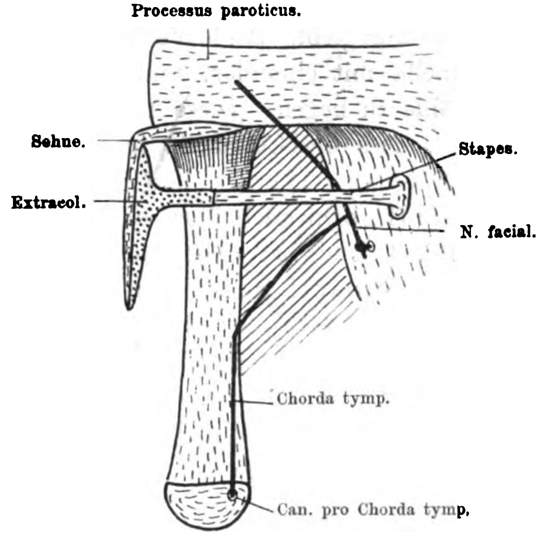


Fig. 11. *A.—C.*

Drei Schemata für den Verlauf der Chorda tympani bei Sauriern. (Nach Versluys.)

und ich glaube mich ihm auch hierin anschliessen zu müssen auf Grund der Thatsache, dass auch bei Chamaeleo und Sphenodon die Chorda tympani medial von der Sehne bleibt. Dass übrigens dem Verhalten zu der

Sehne keine so grosse Bedeutung zukommt, geht daraus hervor, dass innerhalb einzelner Familien beide Zustände vorkommen.

Für meine eigene Auffassung von dem Verhalten der Gehörknöchelchen bei den Sauriern wird gerade das Verhalten der Chorda tympani von ausschlaggebender Wichtigkeit, wie sich nachher ergeben wird.

Entwickelung.

Über die Entwickelung des schallleitenden Apparates bei den Sauriern liegen bisher nur die Angaben von C. K. Hoffmann (84, 89, 90—91) und Parker (79) vor. Danach entwickelt sich die Paukenhöhle bei Lacerta aus der ersten Kiementasche, die nicht nach aussen durchbricht. Dieselbe bleibt sehr lange in ihrem embryonalen Zustand fortbestehen als ein enger spaltförmiger Raum, dessen Wände fast unmittelbar aneinanderliegen. Die Columella liegt anfänglich vollkommen ausserhalb der Paukenhöhle, nämlich hinter der ersten Kiementasche, in indifferentes Mesoderm von allen Seiten eingeschlossen. Erst später beginnt die Kiementasche sich auszuweiten, unter Resorption des genannten Gewebes. Bei älteren Embryonen bildet die Paukenhöhle schon eine weite Tasche, die sowohl an der vorderen wie an der hinteren Wand der Columella dorsalwärts einen blinddarmförmigen Fortsatz abgiebt. Beide Verlängerungen vereinigen sich später über der Columella mit einander, und so kommt die Columella innerhalb der Paukenhöhle zu liegen. (Diese Angabe steht in Widerspruch mit der von Versluys, dass die Columella in einer Falte der Paukenschleimhaut verlaufe.)

Ausführlich hat Hoffmann auch über die Genese der Columella gehandelt (89, 90/91, Bd. 3) und hat dabei für Lacerta agilis gefunden, dass die Gesamtcolumella aus zwei genetisch verschiedenen Teilen besteht, einem labyrinthären („Otostapes“ Hoffmann) und einem hyalen (Hyostapes H.). Nach der Darstellung von Hoffmann sind beide Teile identisch mit dem „Stapes“ und der „Extracolumella“. Noch bevor das periotische Blastem eine Spur von Knorpelbildung zeigt, giebt es distalwärts einen Fortsatz ab, der die Anlage des „Otostapes“ darstellt. Gleichzeitig sendet der Zungenbeinbogen proximalwärts ebenfalls einen Fortsatz ab, der dem erstgenannten entgegenwächst und mit ihm verwächst, aber so, dass die Grenzen der beiden Stücke auch in den späteren Entwickelungsstadien noch deutlich zu sehen sind. Das vom Zungenbeinbogen stammende Stück bildet den „Hyostapes“; es ist viel kleiner als der „Otostapes“, und verknorpelt später als der übrige Zungenbeinbogen[1]). Später schnürt

[1]) Bei Leydig (72) finde ich noch die Angabe, dass Heusinger (Zeitschrift für organische Physik, Bd. III. 1823) bei einem jungen Pseudopus pallasii das Zungenbeinhorn durch die Paukenhöhle bis zum Gehörknochen fortgesetzt sah.



es sich von dem übrigen Zungenbeinbogen ab, und verliert so — bei Lacerta-Embryonen schon in jungen Entwickelungsstadien — seinen Zusammenhang mit dem Zungenbeinbogen, dessen nunmehr distaler Abschnitt sich zurückbildet. Gleichzeitig mit der Abschnürung des Hyostapes vom Zungenbeinbogen beginnt die Differenzierung des Otostapes gegen das übrige Labyrinth. Nach Hoffmanns Darstellung erfolgt die Umwandlung des „Blastemes" in Knorpelgewebe im Otostapes und der übrigen Labyrinthkapsel gleichzeitig, sodass nicht erst ein Stadium vorkommt (wie bei Amphibien), wo eine von „Operculargewebe" verschlossene Fenestra

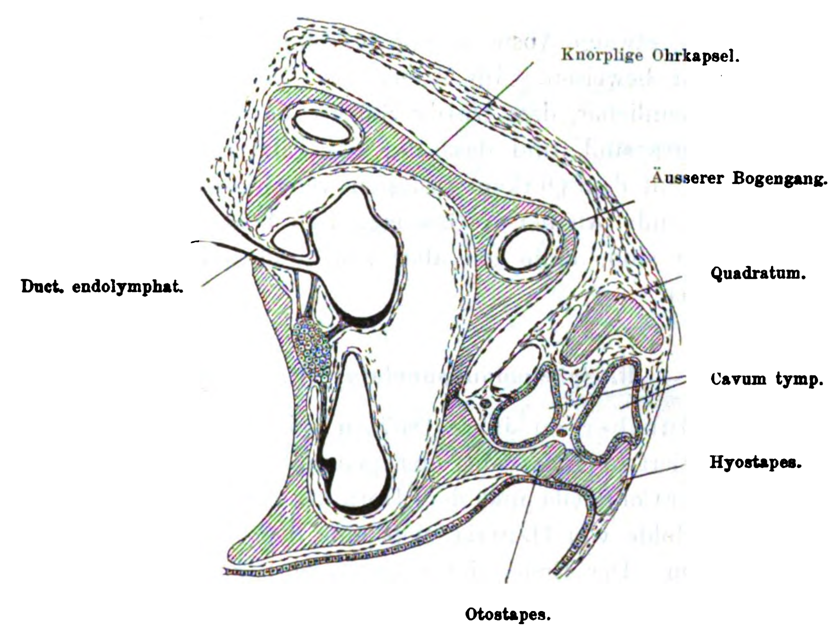


Fig. 12.

Querschnitt durch die Ohrgegend eines älteren Embryo von Lacerta agilis. Nach C. K. Hoffmann (89. Pl. III, Fig. 1). Verg. 50 mal. Die schräg schraffierten Teile stellen Knorpel dar.

vestibuli in der sonst knorpeligen Ohrkapsel besteht. Eine schmale Ringzone um den medialen Abschnitt des „Otostapes" verknorpelt nicht und bildet sich um zu dem Befestigungsband der Fussplatte mit dem übrigen Labyrinth. Otostapes und Hyostapes verwachsen bei Lacerta vollständig, doch bleibt die Grenzlinie erkennbar.

Parkers Angaben über die Genese der Ohrcolumella sind sehr spärlich; doch geht aus ihnen hervor, dass seiner Ansicht nach „the columella is manifestly a compound organ, both periotic and visceral". Dabei wäre aber der periotische Anteil nur in der Fussplatte zu sehen. Dies ist

wenigstens nach der Darstellung vom Jahre 1880 so. Auffallend ist dagegen eine beiläufige Bemerkung in der Arbeit über den Hühnerschädel (69): „in Cyclodont Lizards and Chamaeleons the trilobate (hyoid) portion is quite distinct from the clubbed periotic rod“ ([69] pag. 766). Danach scheint Parker bei den genannten Sauriern etwas Ähnliches gesehen zu haben wie C. K. Hoffmann bei Lacerta.

Ich selbst habe mich früher (92 u. 98) den Angaben Hoffmanns angeschlossen, bin aber in Bezug auf den „Otostapes“ wieder schwankend geworden. Es wird auch hier, wie sich das ja auch bei den Säugern als notwendig gezeigt hat, auf die Untersuchung sehr junger Stadien ankommen, um die etwaige Abstammung des Stapes-Blastemes von der Ohrkapsel sicher zu beweisen. Im Augenblick ist mir nach meinen Präparaten wahrscheinlicher, dass beide Stücke, das innere wie das äussere, hyalen Ursprunges sind, und dass nur das Bildungsgewebe des inneren sehr früh innig mit dem Ohrkapsel-Blastem verschmilzt, so als dessen Fortsetzung erscheinend. An der Auffassung, dass beide Stücke wohl auseinander zu halten sind, halte ich aber fest, und werde darauf noch zu sprechen kommen.

B. Sphenodon punctatus (Hatteria).

Seitdem Günther im Jahre 1867 in seiner Monographie über die Hatteria konstatiert hat, dass bei der genannten Form eine Verbindung zwischen der Ohr-Columella und dem Horn des Zungenbeines bestehe, sind die Mittelohr-Gebilde von Hatteria stets aufs neue Gegenstand der Untersuchung gewesen. Der Erste, der Günthers Beobachtung aufgriff und genauer behandelte, war Huxley (69). Huxley konnte die Angabe von Günther bestätigen. Zugleich aber machte er eine weitere Entdeckung von grosser Bedeutung: dass nämlich bei Sphenodon trotz des Mangels eines äusserlich sichtbaren Trommelfelles doch eine Membran vorhanden sei, die als ein in der Tiefe gelagertes Trommelfell aufgefasst werden könne. Es ist das eine Aponeurose, die unter dem M. depressor mandibulae gelegen ist und sich zwischen dem Processus paroticus der Ohrkapsel, dem Hinterrande des sogenannten Os quadrato-jugale und dem Processus retroarticularis des Unterkiefers ausspannt. Gadow (88) schloss sich im wesentlichen der Huxleyschen Vorstellung an, indem er erklärte, dass jene Membran „represents an imperfect tympanum“. Genauer präcisierte Versluys (98) die Bedeutung der fraglichen Membran, indem er sie für die mittlere Schicht des Trommelfelles hält, „die bei den Tieren, welche ein deutliches Trommelfell besitzen, medial von der umgeänderten

Schleimhaut der Paukenhöhle, lateral von der gleichfalls stark modifizierten Haut bedeckt wird". An der Richtigkeit dieser Auffassung, die von Versluys mit einer Anzahl von Gründen gestützt wird, kann kaum gezweifelt werden.

Der Anwesenheit einer als Trommelfell zu deutenden Membran entspricht die einer Paukenhöhle. Günther sprach zwar eine solche der Hatteria ab und erwähnt nur einen „auditory recess of the pharynx", aber schon Huxley erkannte, dass das Trommelfell eine Paukenhöhle aussen abschliesse. Auch Gadow kennt die Paukenhöhle der Hatteria, die von Iwanzoff als „Eustachische Höhle" bezeichnet wird, und neuerdings hat

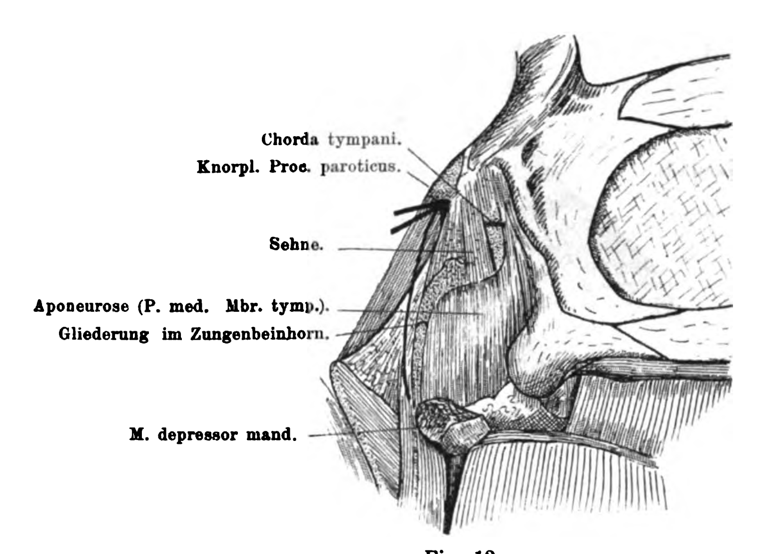


Fig. 13.

Sphenodon punctatus. Ohrgegend nach Entfernung der Haut und des M. depressor mandibulae. (Nach Versluys 98.)

Versluys ebenfalls festgestellt, dass in der That ein in weiter Kommunikation mit dem Rachen stehender Raum vorhanden ist, „der sich dorsal vom M. pterygoideus längs der Seitenfläche des Schädels nach vorn bis auf die Hinterfläche des Quadratums und bis zum Os pterygoideum ausdehnt", und der lateral durch die oben geschilderte Aponeurose, d. h. die Membrana tympani, begrenzt wird. Man kann somit, nach Versluys, auch nicht sagen, dass die Paukenhöhle von Sphenodon reduziert sei.

Schliesslich verdanken wir Versluys noch die Kenntnis einer wichtigen, bisher, soweit ich sehe, unbekannt gewesenen Thatsache: die Entdeckung des Rudimentes einer äusseren Gehörhöhle bei Sphenodon, wie sie in höherer Ausbildung bei Scincoiden und Anguiden vorkommt. Es

erstreckt sich nämlich von der Haut aus zwischen dem Quadratum und dem M. depressor mandibulae ein Bindegewebsstrang in die Tiefe und breitet sich auf der Oberfläche der vorhin erwähnten Aponeurose aus. In diesem Strang nun konnte Versluys einen Gang nachweisen, dessen ziemlich beträchtliches Lumen von einem einschichtigen, sehr platten Epithel ausgekleidet wird. Nach Versluys wäre er der äusseren Gehörhöhle von Anguis zu vergleichen.

Es bleibt nun noch der wichtigste Punkt zu besprechen: Das Verhalten der Ohr-Columella zum Horn des Zungenbeines, ein Punkt, der zwar viel umstritten, aber doch noch immer nicht genügend erkannt ist.

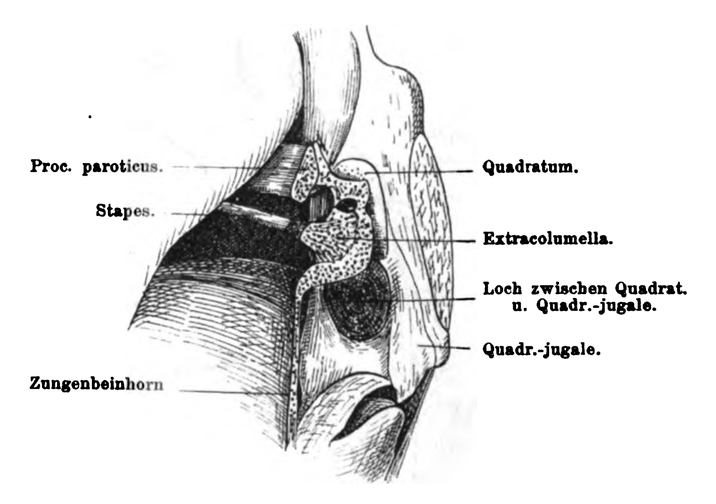


Fig. 14.

Sphenodon punctatus. Extracolumella und Zungenbeinbogen der rechten Seite, von hinten gesehen. Die Aponeurose ist entfernt. (Nach Versluys 98.)

Folgen wir zunächst der letzten Beschreibung, der von Versluys. Nach ihr besteht die ganze Columella auris, wie die der Lacertilier, aus zwei Stücken: dem medialen „Stapes“ und der lateralen „Extracolumella“. Der Stapes ist knöchern und trägt innen eine Fussplatte, die einen knorpeligen Saum besitzt, die Fenestra vestibuli vollkommen ausfüllt und sehr straff mit ihren Rändern verbunden ist. Lateral endet der Stiel in einer knorpeligen Epiphyse und steht durch „eine mit etwas Bindegewebe ausgefüllte Gelenkspalte“ in Verbindung mit der Extracolumella. Die Extracolumella ist knorpelig, sie verbreitert sich sofort lateral von dem Gelenk „zu einer sehr flachen, gebogenen, nach hinten oben konkaven hyalinknorpeligen Platte, von deren kaudalem ventralen Ende der Zungenbeinbogen, der gegen die Platte abgegliedert ist, abgeht“. „Dorsal liegt sie

dem Quadratum eng an und berührt ein kleines, hyalinknorpeliges Stückchen, das kaudal wieder einem umfangreichen, auf dem Processus paroticus ruhenden hyalinknorpeligen Stück anliegt." Unterhalb der Verbindungsstelle wird sie von einem Loch durchbohrt (Fig. 14). Von der Ventralfläche des Processus paroticus entspringt eine dicke Sehne, die lateral die oben geschilderte Aponeurose erreicht, und in dieser ventral verlaufend mit der medialen Hauptmasse ihrer Fasern sich am distalen Rande der Knorpelplatte, etwa in deren Mitte inseriert, mit ihren oberflächlichen lateralen Fasern aber über die Platte ventralwärts zieht und den Processus retroarticularis des Unterkiefers erreicht. Der dorsale Abschnitt der Sehne ist ziemlich deutlich gegen die Aponeurose abgegrenzt, der ventrale Abschnitt dagegen gehört zu der Aponeurose, und daraus folgert Versluys, dass die Aponeurose ganz als eine Ausbreitung der Sehne entstanden ist, und zwar zur besseren Befestigung der Columella auris sowie des dorsalen Endes des Zungenbeinhornes.

Über die wichtige Frage, wie die Verbindung zwischen der Extracolumella und dem Zungenbeinbogen zustande kommt, und wie sie aufzufassen ist, gehen die Litteratur-Angaben recht auseinander. Bei Günther (67) heisst es: „The stapes terminates at its outer extremity in a subsemicircular cartilaginous disk, to which the outer horn of the hyoid bone is attached by a fibro-cartilaginous ligament." Huxley (69) dagegen fand einen kontinuierlichen Übergang des Hyoidhornes in die breite Platte der Extracolumella, ohne Trennungslinie an irgend einer Stelle. Eine solche glaubte dagegen Peters (74) zu sehen. Und zwar hält Peters dafür, dass der äussere Rand der oben als Extracolumella bezeichneten Platte dem Hyoid angehört. Dieser obere Abschnitt des Hyoidhorns sollte einen Processus styloideus repräsentieren und mit dem äusseren Rande des Gehörknöchelchens verbunden sein. Diese Verbindung wäre eine ganz sekundäre. Dieser Anschauung schloss sich Baur (87) an, der auch eine bindegewebige Trennung zwischen der Platte der Extracolumella und ihrem äusseren Rande, d. h. dem Zungenbeinbogen, gefunden haben will. Ganz besonders wichtig sind aber die Angaben von Gadow (88), und zwar darum, weil sie zeigen, dass in der Art der Verbindung zwischen dem Hyoid und der Extracolumella viele individuelle Verschiedenheiten vorkommen. Gadow untersuchte fünf erwachsene und halb erwachsene Individuen und findet bei ihnen in der Art der Abgliederung der einzelnen Teile so wesentliche Differenzen, dass, meiner Ansicht nach, sich daraus die Unmöglichkeit ergiebt, die ausgebildeten Zustände als Zeugnis für genetische Beziehungen zu verwerten. Während in dem einen Exemplar die Platte der Extracolumella in sich einheitlich ist, mit dem Schädel durch ein Ligament ver-

bunden, und gegen den schmalen Stab des Hyoidhornes deutlich abgesetzt, lässt ein anderes die Vorstellnng aufkommen, dass das Hyoidhorn sich kontinuierlich bis zum Schädel fortsetze und mit dem Rande der Extracolumella verbunden sei! Gadow nimmt dies denn auch an, ja er beschreibt auch, dass auf mikroskopischen Schnitten die Zellen des verdickten Randes eine andere Anordnung zeigten, wie die Zellen der Platte. In anderen Exemplaren war aber die Anordnung der Zellen durch die ganze Platte nebst ihrem Rande eine gleichmässige. In gewissem Sinne vermittelnd zwischen den beiden ersten Exemplaren erscheint ein drittes, wo der Übergang des Hyoidhornes in den Knorpel der Extracolumella kontinuierlich erfolgt, ohne eine deutliche Grenze.

Ich wiederhole, dass meiner Ansicht nach diese verschiedenen Befunde nichts weiter beweisen, als dass der ausgebildete knorpelige Zustand ungeeignet ist, um genetische Schlüsse zu ziehen.

Noch drei Autoren haben die Frage untersucht: Killian, Osawa und Versluys. Killian (90) sah „das äussere scheibenförmige Columella-Ende mit dem oberen des Hyoid und dieses mit dem Knorpel, welcher die äusseren Spitzen von Quadratum, Squamosum, Occipitale laterale mit einander verbindet, zu einer gemeinsamen homogenen Knorpelmasse verschmolzen. Die von den Autoren in dieser gesehenen Differenzierungen sind offenbar sekundärer Natur, treten erst bei älteren Individuen als der mir zur Verfügung gestandenen auf". Im wesentlichen ähnlich lautet auch Osawas Schilderung (98), und auch Versluys findet dasselbe. „Ich selbst fand, wie oben schon beschrieben, eine Platte mit einem Loch darin, deren nicht gegen den übrigen Teil abgegrenzter Rand bis zum Schädel reicht, um sich mit ihm zu verbinden. Auch auf einer Schnittserie war es mir unmöglich, Zungenbeinbogen und Extracolumella gegen einander abzugrenzen; von einer verschiedenen Richtung in der Lagerung der Knorpelzellen sah ich nichts." (Verluys.)

Bei diesem Sachverhalt werden wir vorläufig wohl darauf verzichten müssen, aus dem fertigen Zustand eine sichere Kunde darüber zu erhalten, wie gross der Anteil des Hyoids an dem Aufbau der Columella bei Sphenodon ist und werden die Lösung dieser Frage von der Embryologie dieser interessanten Form erwarten dürfen, zu der ja das Material jetzt bereits vorhanden ist.

Aber doch bleibt auch der fertige Zustand bei Sphenodon von grosser Bedeutung und zwar durch ein Moment, auf das ich jetzt noch die Aufmerksamkeit lenken möchte: durch den Verlauf der Chorda tympani. Es ist ausserordentlich dankenswert, dass Versluys in seinen gründlichen Untersuchungen auch die Nerven eingehend berücksichtigt hat. Und da

findet sich denn, dass der hintere Hauptstamm des N. facialis in der Richtung von vorn nach hinten über den „Stapes" hinwegtritt und dann die Chorda tympani abgiebt. Diese aber läuft aussen um den Aussenrand der Extracolumella, resp. des mit ihr verbundenen Hyoidknorpels wieder nach vorn, dabei medial von der oben geschilderten Sehne liegend (Fig. 15). Ich werde auf die Bedeutung dieses Befundes noch zurückkommen.

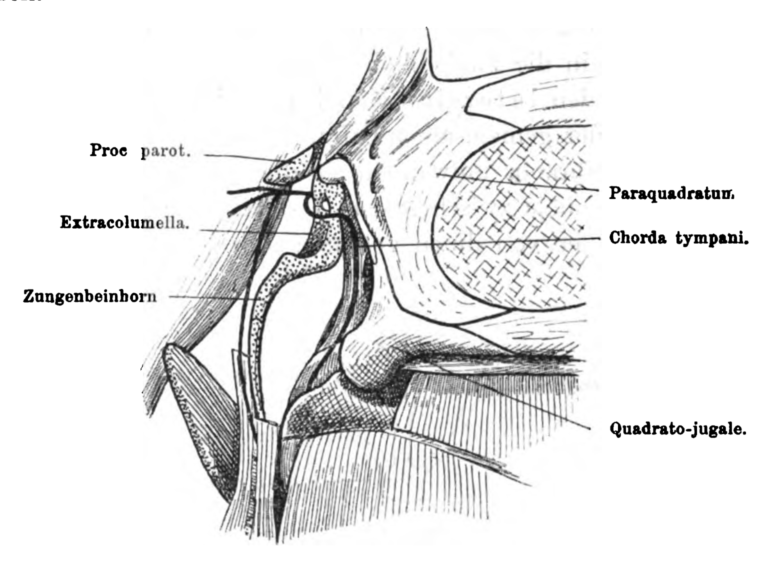


Fig. 15.

Sphenodon punctatus. Präparat der Fig. 13, nach Entfernung der Aponeurose. Nach Versluys (98). Bem. Die Chorda tympani ist in obiger Kopie zu stark.

C. Krokodile.

Die Schallzuleitungsapparate der Krokodile sind sehr hoch entwickelt und kompliziert gebaut. Das Trommelfell wird durch eine äussere Ohrklappe geschützt, die unter der Herrschaft einer vom Facialis versorgten Muskulatur statt. Die Paukenhöhle erfährt auffallende Komplikationen.

Am merkwürdigsten sind aber die Komplikationen, die die Tubae auditivae der Krokodile darbieten und die zuerst 1850 von R. Owen ausführlicher behandelt, dann, 1882, von Edouard van Beneden erschöpfend bearbeitet wurden. van Beneden gab auch eine Deutung der eigentümlichen Verhältnisse, der sich Retzius angeschlossen hat.

Der kurzen übersichtlichen Schilderung in Owens Anatomy (66) zufolge, der auch die beistehende Skizze (Fig. 16) entnommen ist, finden wir beim Krokodil Folgendes. Die Rachen-Öffnung der Ohrtrompeten ist einheitlich,

unpaar und liegt in kurzer Entfernung hinter der Choane, durch eine Klappe geschützt. Von dieser Öffnung gehen drei Kanäle aus, zwei paarige und ein medianer unpaarer. Der unpaare Kanal steigt auf und dringt in einen Knochenkanal zwischen Basioccipitale und Basisphenoid, gabelt sich dann und sendet einen Zweig (Canalis intertympanicus anterior) vorwärts in das Basisphenoid, den anderen vertikal aufwärts in das Basioccipitale (Canalis intertympanicus posterior) beide in der Mittellinie gelagert. Jeder der beiden medialen Kanäle teilt sich dann in einen rechten und linken, die sich in die Paukenhöhle ihrer Seite öffnen, die hinteren nach Vereinigung mit den lateralen Kanälen. — Diese beiden lateralen Kanäle, die noch an der gemeinsamen Öffnung zur Ausmündung kommen, sind anfangs nur membranös umwandet, sie divergieren und dringen dann ebenfalls in Knochenkanäle zwischen dem Os occipitale basilare und dem Basisphenoid. Ein jeder von ihnen vereinigt sich dann mit dem Seiten-

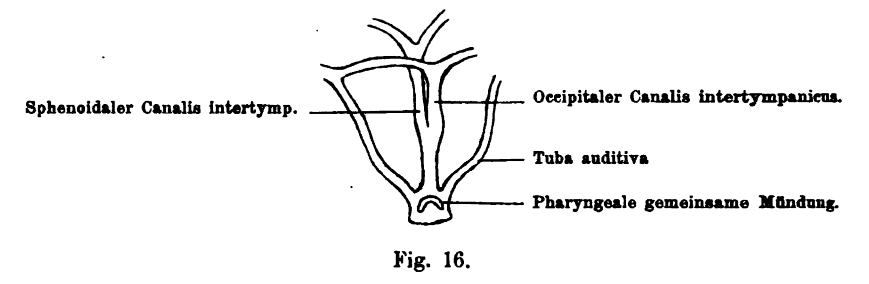


Fig. 16.

Tubae auditivae und Canales intertympanici vom Krokodil. Nach R. Owen (66).

ast des hinteren (im Occipitale aufsteigenden) unpaaren Kanals zu einem kleinen Sinus, von dem aus dann ein kurzes Kanalstück in die Paukenhöhle mündet.

Was die Auffassung dieser Verhältnisse anlangt, so äussert Gegenbaur (98) die Ansicht, dass die im Basisphenoid verlaufende Strecke die primitive sei, während die hintere mit den beiden seitlichen membranösen Kanälen sekundär aus Nebenräumen der Paukenhöhle und Kommunikationen von solchen entstanden. E. v. Beneden vertritt eine andere Auffassung. Nach ihm sind die beiden lateralen Kanäle die eigentlichen Tubae auditivae, die unpaaren Kanäle aber mit ihren Verzweigungen werden von ihm als Systema intertympanicum (Apparatus intertympanicus) bezeichnet und als sekundäre und den Krokodilen eigentümliche Bildungen aufgefasst und in dem Sinne von Nebenhöhlen gedeutet, zu deren Ausbildung die Paukenhöhle der Krokodile überhaupt eine grosse Tendenz zeigt. Dieser Anschauung hat sich Retzius auf Grund von Befunden an jungen Alligatoren angeschlossen.

E. v. Beneden hat die Schilderung Owens bei Krokodilen im wesentlichen bestätigt und auch die Verhältnisse beim Gavial und Alligator genau dargestellt, die manche Abweichungen zeigen. Am kompliziertesten ist das Hohlraumsystem bei Alligator.

Die Paukenhöhle der Krokodile ist von Hasse und v. Beneden beschrieben worden. Zu unterscheiden sind an ihr vor allem ein grosser Hauptraum und ein kleiner sich anschliessender Recessus cavi tympani, der eine gegen die Fenestra vestibuli gerichtete Ausbuchtung darstellt. Die Beteiligung der Schädelknochen an der Begrenzung dieser Räume, wie überhaupt die komplizierten Einzelheiten des Raum-Systemes lassen sich in Kürze nicht darstellen, sind zudem hier von untergeordneter Bedeutung, und muss daher auf die Originalarbeiten der genannten Forscher verwiesen werden.

Nur eine Eigenheit sei noch erwähnt, die übrigens schon berührt wurde: die Entwickelung von Nebenhöhlen der Paukenhöhle. Sie haben in der Lehre vom schallleitenden Apparat der Krokodile eine gewisse Rolle gespielt und waren schon Stannius bekannt. Eine solche Nebenhöhle (Cellula quadratica v. Beneden) dringt in das Os quadratum ein; ausser ihr beschreibt van Beneden noch eine Cellula exotympanica bei den Alligatoren und Cellulae epitympanicae (im Occipitale superius; bei den Alligatoren auch in das Parietale fortgesetzt). Die Cellulae epitympanicae beider Seiten kommunizieren unter einander, so dass durch sie beide Paukenhöhlen verbunden werden. „Un Crocodilien ne peut pas entendre par une seule oreille: les deux organes auditifs fonctionnent nécessairement en même temps“ (v. Beneden). In Bezug auf diese Luftzellen, die mit der Paukenhöhle in Verbindung stehen, seien noch einige ältere Bemerkungen angeführt. Stannius (56) macht besonders auf eine solche im Os articulare aufmerksam; Huxley (69) beschrieb an einem jungen Crocodilus biporcatus einen Verbindungskanal zwischen dem Luftraum im Articulare und dem im Os quadratum. Nach Peters Darstellung wäre dieser Verbindungskanal aber nur eine provisorische Bildung, während der bleibende Ductus pneumaticus die Paukenhöhle direkt mit dem Articulare in Verbindung setzt. Eine erneute Prüfung des Gegenstandes wäre wohl wünschenswert.

Vom physiologischen Standpunkte aus macht v. Beneden darauf aufmerksam, dass infolge dieser Pneumatizität der Knochen sich Bewegungen des Wassers leicht durch die Schädelknochen auf die eingeschlossene Luft und so auf das Trommelfell fortsetzen werden.

Columella auris. Eine wichtige Rolle in der Lehre von dem schallleitenden Apparat haben die „Gehörknöchelchen“ der Krokodile gespielt,

auf die zuerst Peters 1868 die Aufmerksamkeit lenkte. Diese erste Darstellung von Peters, begleitet von einer Polemik gegen die damals noch allgemein herrschende Reichertsche Theorie und von dem Versuch, die alte Okensche Lehre wieder zu erwecken, wurde Veranlassung, dass 1869 Huxley die Dinge nachuntersuchte. Huxley kam dabei sachlich wie in der Auffassung in mehreren Punkten zu anderen Resultaten als Peters. In der Folgezeit haben ausser Peters selbst (69, 70, 74) auch noch Parker (83), Gadow (88) und Versluys (98) sich über den gleichen Gegenstand geäussert, Killian (90) hat die Verhältnisse der Muskeln erörtert. Trotzdem bleiben noch manche Punkte einer Nach-Untersuchung bedürftig.

Cuvier (36) und Windischmann (31) beschrieben die Columella des Krokodils als einheitlich, Peters dagegen gab als Erster an, dass zwei „Gehörknöchelchen" bei Alligator lucius, Crocodilus acutus, Crocodilus vulgaris, Crocodilus biporcatus vorhanden seien, ein äusseres und ein inneres. Der Widerspruch, den Huxley hiergegen erhob, indem er nur ein kontinuierliches nicht gegliedertes Gebilde gelten liess, wurde von Gadow und Versluys zurückgewiesen, die die Peterssche Angabe bestätigten. Dagegen beschreiben Parker und Killian dis Columella beim erwachsenen Krokodil als kontinuierlich. Prinzipielle Bedeutung besitzt dieser Punkt nicht. Die beiden Stücke mögen als Stapes (inneres Stück) und Extracolumella (äusseres Stück) bezeichnet werden. Der Stapes verknöchert, besitzt innen eine Fussplatte zur Verschliessung der Fenestra vestibuli, am äusseren Ende eine flache Gelenkfläche zur Artikulation mit der Extracolumella.

Die Extracolumella ist knorpelig und lässt einen Stiel und einige Fortsätze unterscheiden. Der kurze Stiel artikuliert vermittelst eines Kopfes mit der Gelenkpfanne der Columella. In der Darstellung und Bezeichnung der Fortsätze gehen die Schilderungen auseinander.

Der Beschreibung von Huxley zufolge sind an der Extracolumella zu unterscheiden: 1. Ein Fortsatz, den Huxley „extrastapedial cartilage" nennt[1]), und der, beilförmig verbreitert und horizontal gelagert, mit seinem konvexen Rande in das Trommelfell eingeschlossen ist; 2. ein aufwärts gerichteter „suprastapedial cartilage", der sich ebenfalls beilförmig verbreitert und sich an die Unterfläche des Processus paroticus der Ohrkapsel, mit seinem vorderen Ende auch an das Quadratum anlegt. Er liegt ebenfalls in dem Trommelfell. In enger Nachbarschaft mit den hinteren Enden des Extrastapediale und des Suprastapediale und mit beiden durch Binde-

[1]) **Huxleys Extrastapediale entspricht also nicht der Extracolumella, sondern ist nur ein Teil derselben.** .



gewebe verbunden liegt das obere Ende eines isolierten Knorpelstückes, das Huxley als Stylohyale bezeichnet und damit dem Zungenbeinbogen zuschreibt. Der Knorpel selbst reicht nur mit seinem oberen Ende

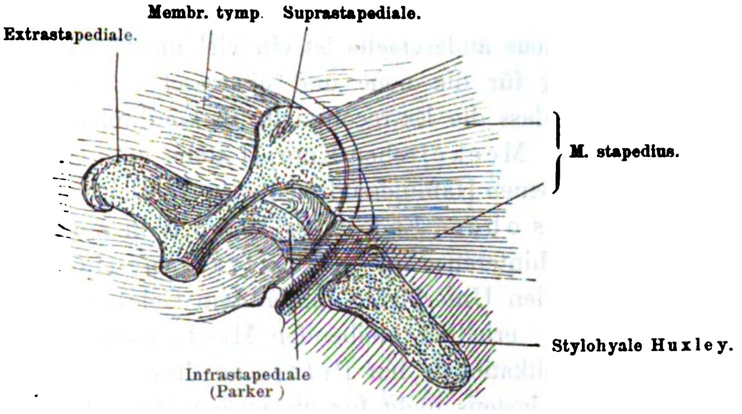


Fig. 17.

Innere Trommelfell-Ansicht (rechte Seite) eines jungen Crocodilus biporcatus nebst den ein- und angelagerten Knorpeln u. d. M. stapedius. Nach Huxley (69).

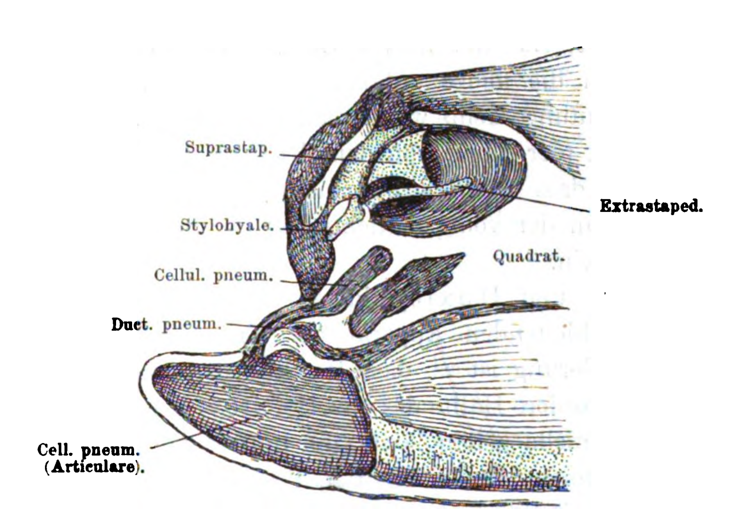


Fig. 18.

Seiten-Ansicht des hinteren Teils des Schädels eines jungen Crocodilus biporcatus. Verschiedene Knochen sind entfernt. Das Quadratum ist weiss gelassen; durch seinen hinteren Teil schimmert das Stylohyale hindurch. Nach Huxley (69).

bis an den hinteren Umfang der Paukenhöhle und liegt im übrigen an der Hinterfläche des Quadratums, mit seinem unteren Ende oberhalb des sogenannten Ductus pneumaticus, der die Lufthöhlen des Quadratums und des Articulare (beide sind beim Krokodil pneumatisch) verbindet. Das

Bindegewebe, das den Knorpel umgiebt, steht in Verbindung mit der Wand des Ductus.

Dieser „Stylohyoidknorpel“ Huxleys und seine nach Huxley fibröse Verbindung mit der Extracolumella einerseits und der Wand des Ductus pneumaticus andererseits ist ein viel umstrittenes Gebilde. Er war die Veranlassung für die neue und überraschende Angabe von Peters im Jahre 1868: dass die Extracolumella in kontinuierlich knorpeliger Verbindung mit dem Meckelschen Knorpel stehe und somit durchaus einem knorpelig gebliebenen Hammerrudimente zu vergleichen sei. Nach Peters wäre nämlich das obere Ende jenes Knorpels in kontinuierlicher Verbindung mit dem hinteren Ende des Extrastapediale, und das untere Ende sollte in den Unterkiefer hinter dem Gelenke eindringen und dort in den zeitlebens erhalten bleibenden Meckelschen Knorpel übergehen. In späteren Publikationen hat Peters an dieser Schilderung nicht mehr festgehalten, wenigstens nicht für die ausgebildeten Tiere. Dagegen sollte allerdings in jungen Stadien noch jener ganze Tractus knorpelig sein (Extracolumella bis Meckelscher Knorpel) und erst dadurch, dass proximal wie distal der Knorpel in fibröses Gewebe übergeht, sollte der von Huxley geschilderte Zustand hervorgehen. Durch dieses Eingeständnis verliert nun freilich die ganze anfangs so wichtig erscheinende Angabe recht sehr an Bedeutung, denn wenn man bedenkt, dass es sich um sehr kleine Teile handelt (der Kopf, von dem Peters die Dinge abbildet, war 32 mm lang) und dass Peters nur makroskopisch untersucht hat, so dürfte ein Zweifel an der völligen Richtigkeit der Beobachtung wohl nicht zu weit gegangen sein.

Nach Peters und Huxley haben noch Parker, Gadow und Killian den schallleitenden Apparat der Krokodile beschrieben. Eine rein äusserliche Änderung ist es, dass Parker den Namen Extrastapediale nur für die vordere Hälfte des von Huxley so genannten Insertionsteiles der Extracolumella gelten lässt, die hintere Hälfte aber als Infrastapediale bezeichnet. Beide Autoren, Parker wie Gadow, scheinen im übrigen von der Richtigkeit der Petersschen Schilderung überzeugt, nehmen also einen Embryonalzustand an, in dem der Insertionsteil der Extracolumella durch einen Knorpelstreifen in Kontinuität steht mit dem Meckelschen Knorpel [1]).

Auch Killian (90) behandelt die Fortsätze der Extracolumella. Eine nicht unwichtige Feststellung ist, dass der Infrastapedial- und Supra-

---

[1]) Parker bezeichnet aber den Stylohyoidknorpel Huxleys als Ceratohyale und schreibt ihm somit auch den Zungenbeinbogen zu, während andere Autoren ihn für eine retroartikuläre Verlängerung des Meckelschen Knorpels halten.

stapedialknorpel beim erwachsenen Krokodil resorbiert werden, und nur Schleimhautfalten am Trommelfell statt ihrer bleiben. (Auch Hasses Schilderung deutet schon darauf hin.) Noch will ich bemerken, dass Killian beim erwachsenen Tier von einem Übergang des knöchernen Columella-Abschnittes in den knorpeligen spricht, aber nichts von einem Gelenk erwähnt.

Muskeln.

Über die Muskeln des mittleren und äusseren Ohres bei den Krokodilen hat Killian (90) speziell gehandelt. Von früheren Autoren sind verschiedene Angaben über Muskeln des Mittelohres gemacht worden; Killian hat die diesbezüglichen Angaben zusammengestellt. Er selbst kommt zu dem Schlusse, dass die von Cuvier, Stannius und Peters beschriebene Muskelsehne, die von hinten her, sowie auch die von Gadow erwähnte, die von vorn her an die Columella herantreten soll, nicht existieren, dass dagegen Huxley bereits den richtigen M. stapedius der Krokodile gesehen und dargestellt hat. Nach Killian entspringt der Muskel in drei Portionen vom Os squamosum, dem Proc. exoccipitalis und dem Occipitale laterale, also hinten und oben vom Trommelfell, und zieht zu dem beweglichen Limbus des Trommelfells, entsprechend dem hinteren oberen Quadranten dieser Membran. Killian hat weiter festgestellt, dass bei Embryonen der Muskel, wie es Huxley zeichnet, an das Suprastapediale und das hintere Ende des Extrastapediale (Parkers Infrastapediale) gehe, und erst, nachdem diese Knorpel resorbiert sind, seinen Ansatz auf das Trommelfell selbst und seinen Limbus verlege. Der Muskel wird vom N. facialis versorgt.

Entwickelung.

Dringend einer Neubearbeitung bedürftig ist die Entwickelung der Columella bei den Krokodilen. Was Parker darüber mitteilt, ist wegen der ungenügenden Untersuchungsmethode sachlich nicht ausreichend, ganz abgesehen von der zweifelhaften Deutung, die Parker seinen Befunden giebt. So will ich nur kurz einige Punkte anführen. Parker schildert bei einem Alligator-Embryo die Columella als oberstes Segment des Zungenbeinbogens (Teil des Pharyngohyale), dem als gesonderte Segmente noch ansitzen sollen: das Suprastapediale („a special hyoid element, not found in normal branchial arches"), das Epihyale, verbunden mit dem Ceratohyale, das den Hauptteil des Zungenbeinbogens darstellt. Dies Ceratohyale geht kontinuierlich in den knorpeligen Unterkiefer hinter dem Gelenke über. Auf einem nächsten Stadium ist der Hyalbogen perfekt geworden: das

„Pharyngohyale“ lässt jetzt zwei Segmente unterscheiden: ein proximales, das den Stiel der Columella bildet (Mediostapediale) und ein distales, das Extrastapediale, das einen abwärts steigenden Fortsatz, das Infrastapediale, abgiebt. An das Infrastapediale schliesst sich das Epihyale, und an dieses das Ceratohyale an, das in den Unterkieferknorpel übergeht. Der Stiel der Columella hat ausserdem noch einen Fortsatz entwickelt (Suprastapedial-Fortsatz), dem das eigentliche Suprastapediale aufliegt (Fig. 19). Im Laufe der weiteren Entwickelung löst sich das „Ceratohyale“ vom Unterkieferknorpel los, indem sein unterer Teil bindegewebig wird, andererseits aber soll eine Verschmelzung eintreten zwischen dem äusseren und inneren

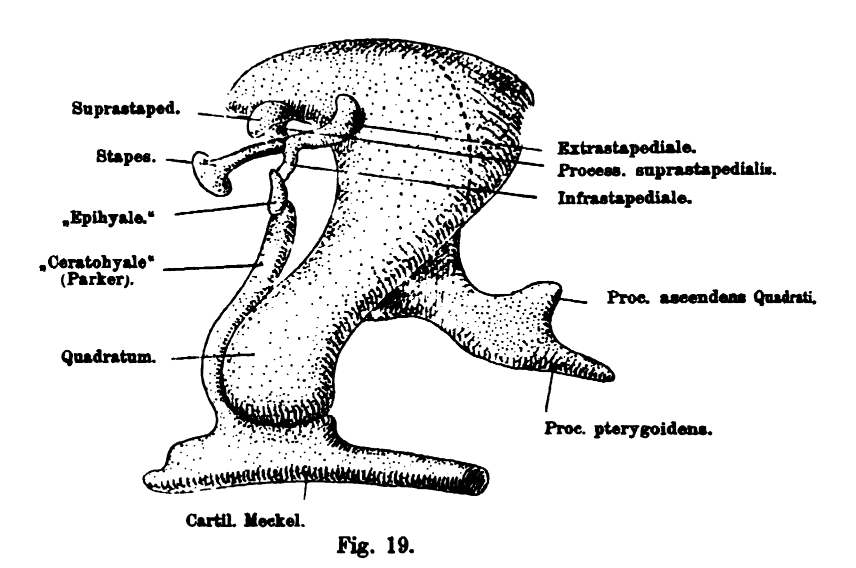


Fig. 19.

Crocodilus palustris, Embryo. Äussere Ansicht des Quadratums und der „Gehörknöchelchen“-Kette. Nach Parker.

Abschnitt des Pharyngohyale“, dem Suprastapedialfortsatz mit dem Suprastapediale, dem Infrastapediale mit dem Epihyale und diesem mit dem Ceratohyale. Später soll dann erst eine Neu-Segmentierung erfolgen, doch in eigentümlicher Weise. Die Gesamtcolumella bleibt einheitlich, ihr medialer Abschnitt verknöchert; die Verknöcherung schreitet aber nicht bis zu der Wurzel des Suprastapedialfortsatzes vor, sodass dieser nunmehr von dem knorpeligen äusseren Abschnitt der Columella ausgeht. Das Suprastapediale trennt sich wieder von dem Suprastapedialfortsatz. Das Infrastapediale trennt sich vom Epihyale und dieses von dem Ceratohyale.

Aus dieser Schilderung folgt wohl die Notwendigkeit, dass die in Rede stehenden Verhältnisse neu untersucht werden. Definitive Klarheit über

die Natur des von Parker Ceratobranchiale, von Huxley Stylohyoidknorpel genannten Stückes besitzen wir noch nicht. Gehört es wirklich dem Zungenbeinbogen an, wie die beiden genannten Forscher es in ihren Bezeichnungen ausdrücken, dann bleibt sein Übergang in den Meckelschen Knorpel höchst merkwürdig, und die Frage, wo denn der distale Teil des Zungenbeinbogens geblieben ist, wäre ebenfalls noch zu beantworten. Huxley bestreitet den knorpeligen Zusammenhang des Stylohyoidknorpels mit dem Meckelschen Knorpel, den aber andererseits auch Killian ([90], Fig. 5) auf einer Abbildung darstellt.

Auf Grund dieses Zusammenhanges haben die Nachfolger Parkers den Knorpelstreifen auch gar nicht zum Zungenbeinbogen, sondern zum Meckelschen Knorpel gerechnet und als epimandibulären Teil desselben bezeichnet. In diesem Sinne haben Albrecht, Baur und Versluys die Dinge aufgefasst; Gadow hält dagegen den fraglichen Knorpelstreifen für ein verknorpeltes Band, vergleichbar dem Lig. hyomandibulomandibulare der Selachier.

Wir stehen hier also noch ganz am Anfange unserer Kenntnis, und weitere Untersuchung thut dringend not.

D. Chelonia.

Über das Mittelohr der Schildkröten liegen hauptsächlich ältere Angaben vor, die im einzelnen zu besprechen hier unmöglich ist. Eine sehr genaue Darstellung gab Hasse (73b). Die beiden Tuben besitzen diskrete Ostia pharyngea und sind kurz. Eine jede Tube ist bogenförmig als Kanal um den hinteren Rand des Os quadratum erstreckt (Stannius) und mündet in die äussere Abteilung der Paukenhöhle ein. Dass die Paukenhöhle der Schildkröten in zwei Teile, einen äusseren und einen inneren, zerfällt, ist schon länger bekannt. Der äussere Teil wird von dem tief gehöhlten Os quadratum umgeben und aussen durch das Trommelfell abgeschlossen, das im Quadratum ausgespannt ist. Mit der inneren Abteilung des Cavum tympani kommuniziert dieser äussere Abschnitt durch einen Kanal, der bei einigen Formen ganz vom Quadratum umwandet wird und dann sehr eng ist (Testudo, Trionyx, Chelydrae), oder aber nur teilweise von einem Ausschnitt des Quadratum, zum anderen Teil von Weichteilen begrenzt wird (Chelonia, Emys). Der Kanal führt in den inneren Raum der Paukenhöhle (Antivestibulum von Bojanus, Recessus cavi tympani Hasse), der sich gegen die Labyrinthkapsel erstreckt und teils von Knochen, teils von Weichteilen begrenzt wird. Durch den Kommunikations-

kanal beider Öffnungen tritt die Columella, und zwar ihr verknöcherter Abschnitt hindurch. Auf weitere Einzelheiten kann hier verzichtet werden.

Die Columella auris ist nach Angabe aller Autoren (neuerdings Gadow [88]) einheitlich, lässt aber einen viel längeren medialen knöchernen Stiel und eine breite laterale knorpelige Endscheibe unterscheiden. Der knöcherne Stiel verschliesst mittelst einer Fussplatte die Fenestra vestibuli, die laterale Endscheibe ist in das Trommelfell eingewebt.

Über einen Muskel habe ich nur die Angabe bei Gegenbaur ([70] pag. 777) gefunden, dass in der That ein solcher an die Columella geht.

Über die Entwickelung dieser Teile existieren keine genauen Angaben. Parker, der den Chelone-Schädel in verschiedenen Entwickelungsstadien verfolgte (80), macht zwar auch über die Columella eine Anzahl Bemerkungen, indessen ist aus denselben über den wichtigsten Punkt, eine etwaige Beteiligung des Hyalbogens an der Collumellabildung, nichts mit Sicherheit zu entnehmen. Doch sei seine Ansicht kurz mitgeteilt. Nach ihr müssen genetisch zwei Abschnitte der Columella unterschieden werden: 1. ein labyrinthärer, der die Fussplatte der Columella bildet, und 2. ein hyaler, der anfangs in zwei Stücke gegliedert ist und später den einheitlichen Stiel mit der Endplatte bildet. Irgend ein Moment, welches die Zugehörigkeit des Columellastieles zum Hyalbogen ergäbe, finde ich bei Parker nicht angeführt. Von einer etwaigen Verbindung zwischen beiden Elementen ist nirgends die Rede. Parker hebt besonders die Anuren-Ähnlichkeit der Schildkröten-Columella hervor, aber, wie oben auseinandergesetzt, hat er auch bei den Anuren den hyalen Ursprung der Columella nicht beobachtet, sondern nur auf Grund vergleichend-anatomischer Erwägungen angenommen. Gleiche Überlegungen (der Stamm des Facialis läuft auch über die Schildkröten-Columella in der Richtung von vorn nach hinten) sind vielleicht auch hier massgebend für ihn gewesen, die Columella als „upper part of the hyoid arch“ zu betrachten, wobei er dann die ursprüngliche Trennung in zwei Abschnitte noch im Sinne der Gliederung eines Fischkiemenbogens deutete: der innere Abschnitt = Pharyngobranchiale, der äussere = Epibranchiale. Darauf braucht nicht eingegangen zu werden.

Irgend eine bestimmte Angabe über die Chorda tympani habe ich in der Litteratur nicht gefunden.

E. Ophidia.

Auch über die Mittelohr-Gebilde bei den Schlangen ist seit längerer Zeit nicht mehr gearbeitet worden, und so sind wir hier auf ältere Angaben verwiesen. Retzius in seinem grossen Werke hat zwar gerade

diesen Teil nicht selbst geschildert, wohl aber die frühere Litteratur darüber zusammengestellt und vor allem die eingehende Darstellung der bezüglichen Teile durch C. Hasse (73f) als auch mit seinen Befunden übereinstimmend erklärt. Nach dem letztgenannten Autor seien hier in aller Kürze die wichtigsten Punkte angeführt. (Hasses Untersuchungsobjekt war Tropidonotus natrix.) Den Schlangen fehlen, wie es scheint ganz allgemein, eine Tuba, Paukenhöhle und ein Trommelfell. Dagegen ist eine Columella auris vorhanden, die, dem Mangel eines Cavum tympani entsprechend, ganz in Weichteile eingeschlossen wird. Die Columella besteht aus zwei Teilen, einem knöchernen, inneren, längeren und einem kürzeren, knorpligen, äusseren. Der äussere Abschnitt ist durch sehr lockere Bandmassen mit einem Höcker an der Hinterseite des Quadratum verbunden, derart, dass ziemlich ausgiebige Bewegungen des Quadratum an der Columella möglich sind. „Der knorpelige äussere Teil, der nur ein Drittel des gesamten Gehörstäbchens einnimmt, ist ein zarter Cylinder, der bei den Bewegungen des Quadratbeines sehr leicht gebogen wird, ohne dass in gleicher Weise die knöcherne Abteilung der Columella, die im Gegenteil dadurch in der Richtung ihres Verlaufes nach vorne innen, respektive nach aussen hinten getrieben wird, daran Teil nimmt." Der innere Teil ist ein langes cylindrisches feines Knochenstäbchen, an seinem Ende mit einer schalenförmig ausgehöhlten Verbreiterung, die nach vorn, innen und oben gerichtet in den Umfang der Fenestra vestibuli eingelassen ist. Der N. facialis verläuft in der Richtung von vorn nach hinten über die Columella hinweg, „nachdem er einen schon von Vogt erwähnten Ast gegen den Unterkiefer (Chorda tympani!) gesandt." (C. Hasse.) Nach Stannius (56) füge ich hier noch hinzu: „Der Verschluss der Fenestra ovalis geschieht bei den Gattungen Typhlops, Rhinophis und Tortrix durch einen knöchernen Deckel, der keinen ossifizierten Stiel besitzt; bei den Ophidia Eurystomata dagegen durch eine Columella. Der Knochenstiel derselben ist gewöhnlich lang und am Ende mit knorpeliger Epiphyse versehen, die am Suspensorium angeheftet ist. Bei den meisten Schlangen ist die Fenestra ovalis weit, die Columella beträchtlich. Dies gilt auch von manchen im Wasser sich aufhaltenden Schlangen, wie z. B. Eunectes murinus und Chersydrus granulatus. Bei der Gattung Hydrophis ist dagegen die Fenestra ovalis ungewöhnlich eng; ihr Verschluss geschieht durch einen ausserordentlich dünnen kurzen Knochenstiel." Hierzu sei noch bemerkt, dass Joh. Müller (32) zwar von Tortrix eine unregelmässige, stiellose Platte zum Schluss des ovalen Fensters beschreibt, von Typhlops und Rhinophis aber angiebt, dass ein Gehörknöchelchen ganz fehle[1]).

1) Demnach beruht die Berufung von Stannius auf Müllers Angaben auf einem Irrtum.

Schliesslich sei noch angefügt, das Gadow (88) bei Pelophilus madagascariensis und Crotalus durissus als „Columella“ nur den knöchernen Abschnitt bezeichnet, während er den knorpeligen, der am Quadratum artikuliert, als „Extracolumella“ auffasst.

Chorda tympani.

Was die Chorda tympani der Schlangen anlangt, so ist es sehr wahrscheinlich, dass der von Vogt (39) beschriebene und von Hasse vermutungsweise für die Chorda angesprochene Ast diese thatsächlich repräsentiert. Vogts Beschreibung geht dahin, dass der Stamm des Facialis, an der Columella angelangt, einen Ast abgiebt, „welcher längs der Columella auf deren oberer Fläche hinabläuft, sich aber sogleich in zwei Zweige teilt, deren vorderer sich in die Muskeln am hinteren Rande des Quadratbeins verzweigt, der hintere auf dem oberen Rande der Columella zur Befestigungsstelle der Columella am Quadratbeine läuft, sich um das Unterkiefergelenk nach hinten schlägt und noch in der Membran des Kapselgelenkes verfolgbar ist. Wo er sich verzweigt, habe ich nicht auffinden können, es schien mir, als dringe er durch ein feines Loch in den Unterkiefer selbst ein“. Ich glaube, wie gesagt, dass der zuletzt beschriebene Nerv die Chorda tympani repräsentiert, deren Verlauf dann prinzipiell ähnlich wäre dem bei den Geckonen unter den Sauriern. Das würde auch durchaus mit der Auffassung stimmen, dass die Verhältnisse des Mittelohrs bei den Schlangen sich durch Reduktion aus dem Lacertilier-Zustand entwickelt haben.

Entwickelung.

Über die Entwickelung der Columella auris der Ringelnatter hat Rathke schon 1839 berichtet und dabei mit Bestimmtheit die Columella als Derivat des oberen Stückes der „zweiten Schlundschiene“ erklärt, d. h. des verdichteten Gewebsstreifens, der sich innerhalb des zweiten Schlund- oder Visceralbogens bildet. Rathke schildert die Vorgänge so, dass schon in frühen Stadien in der zweiten Schlundschiene ein gallertig-sulziger Streifen nachweisbar ist, der anfangs mit seinem oberen Ende mehr medial liegt und somit als eine Ausstrahlung von der Belegungsmasse der Kopf-Chorda erscheint, während er später nach aussen rückt und der Labyrinthkapsel sich anlagert. Ja es kommt sogar zu einer Einsenkung seines oberen Endes in die Substanz der Ohrkapsel hinein, mit der er durch Bildungsgewebe verbunden wird. Der Streifen gliedert sich in drei Abschnitte: der unterste längste wandelt sich, knorpelig werdend, zu einer Seitenhälfte des bei der Natter so einfachen Zungenbeines um, der mittlere

Abschnitt wird zu einem fibrösen kurzen Bande und der obere Abschnitt wird zur Ohr-Columella (Operculum und Stiel).

Die Schilderung, die Parker (78) gegeben hat, weicht von der Rathkeschen darin ab, dass Parker die Fussplatte und den Stiel der Columella auseinander hält. Nur die letzteren lässt er aus dem oberen Abschnitt des Zungenbeinbogens entstehen, die Platte entsteht durch Verknorpelung der Membran, die die Fenestra vestibuli verschliesst. Allerdings giebt er an, dass die Verknorpelung kontinuierlich in beiden Abschnitten erfolge. Ausserdem macht Parker noch eine Angabe in betreff eines weiteren kleinen Abschnittes des Zungenbeinbogens, der sich als Stylohyale an die Innenseite des Quadratums anlegen und dort verknöchern soll. Gadow ist der Ansicht, dass das, was Parker im knorpeligen Zustand als Stylohyale bezeichnet, thatsächlich die zeitlebens knorpelig bleibende Extracolumella sei.

F. Vögel.

Über den schallleitenden Apparat der Vögel finden sich ausführliche Angaben besonders bei Tiedemann (10), Breschet (36) und Hasse (73a), aus denen hier einige Hauptpunkte kurz berührt seien. Die beiden Tubae auditivae münden vereinigt vermittelst eines unpaaren, nur membranös umwandeten Abschnittes hinter der Choane in den Rachen aus. Die Tube einer jeden Seite ist dagegen mehr oder minder von Knochen (Sphenoidale basilare) umschlossen. Die Paukenhöhle ist sehr geräumig und unregelmässig, ihr Hauptteil wird aussen vom Trommelfell abgeschlossen, das aber nicht an der Oberfläche des Kopfes liegt, sondern im Grunde eines kurzen äusseren (fibrösen) Gehörganges. Das Trommelfell selbst ist in einem knöchernen Ring ausgespannt, an dessen Zusammensetzung sich mehrere Knochen des Gehirnschädels beteiligen.

Wie Platner (39) zuerst feststellte, ist dieser Ring bei manchen Hühnern so vollständig geschlossen, dass das Quadratbein zu der Aufgabe, das Trommelfell ausgespannt zu erhalten, nicht mehr herangezogen wird. Dagegen beteiligt sich bei anderen (z. B. bei der Gans) das Quadratbein mit einem sogenannten Paukenhöhlenfortsatz an der Ergänzung jenes Ringes und trägt zur Ausspannung des Trommelfelles bei. In letzterem Falle werden die Bewegungen des Quadratums auf das Trommelfell einen Einfluss haben, in dem Falle des geschlossenen Paukenfell-Ringes dagegen nicht. In letzterem Falle wird überhaupt das Quadratum von der Begrenzung der Paukenhöhle ausgeschlossen. Die Wände der Paukenhöhle werden im übrigen von dem Prooticum, Occipitale laterale, Squamosum gebildet.

Der grosse Hauptteil der Paukenhöhle besitzt noch ein kleines Anhängsel, einen Recessus cavi tympani (Hasse), der viel kleiner ist und sich gegen die Gegend der Labyrinthkapsel nach innen vorschiebt, wo die Fenestra vestibuli und die Fenestra cochleae liegen. Durch ihn tritt der innere Teil der Columella hindurch. Weitere Einzelheiten mögen bei Hasse nachgesehen werden; nur das sei noch erwähnt, dass ähnlich wie bei den Krokodilen auch bei den Vögeln Nebenhöhlen der Paukenhöhle in benachbarte Knochen gehen. So besonders in das Os quadratum und in den Unterkiefer; in letzteren vermittelst eines besonderen Knöchelchens, des sogenannten Siphonium (cf. Stannius [46]).

Die Ohrcolumella besteht wie bei den Sauropsiden überhaupt, aus zwei Abschnitten, einem inneren knöchernen stäbchenförmigen und einem

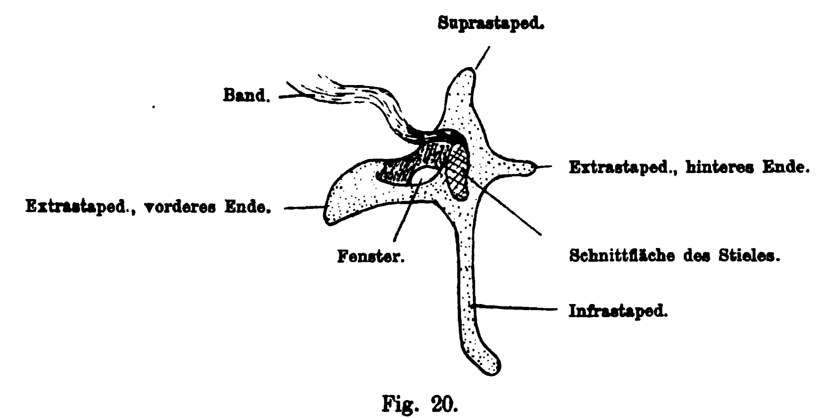


Fig. 20.

Rechte Extracolumella von Gallus domesticus. Von innen. Der Stiel ist abgeschnitten. Nach T. H. Huxley (69).

äusseren knorpeligen, der verbreitert und kompliziert gestaltet ist. Am klarsten ist die Darstellung dieses Teiles bei Huxley (69). Huxley unterscheidet (Fig. 20) eine dreieckige horizontale Knorpelplatte, deren äusserer Rand an das Trommelfell befestigt ist, als Extrastapediale; sie umschliesst eine Öffnung; von der Platte gehen ferner zwei Fortsätze aus, ein unterer (Infrastapediale) und ein oberer (Suprastapediale). Beide liegen nach Huxley nicht im Trommelfell, sondern frei in der Paukenhöhle. Von der Wurzel des Suprastapediale geht noch ein Band aus und aufwärts zur Aussenwand der Ohrkapsel hinter dem Gelenk des Quadratums. (Genau genommen betrachtet übrigens Huxley dieses zuerst von Platner (39) beschriebene Band plus dem aufsteigenden Fortsatz als homolog dem Suprastapediale der Krokodile.)

Von andern Autoren schildert Parker die Verhältnisse beim Huhn ähnlich wie Huxley. Von den Fortsätzen giebt er an, dass das Extra-

stapediale mit seinem vorderen Ende das Quadratum erreiche, während das Infrastapediale nach vorn und unten gerichtet sich gegen den unteren Umfang der Paukenhöhle erstreckt.

Auch die älteren Schilderungen sind in Bezug auf das Thatsächliche ganz ähnlich; Breschet (36) betrachtet den ganzen knorpligen Teil der Columella als Hammer plus Amboss; das Infrastapediale bezeichnet er als Processus gracillimus (d. i. der Proc. anterior des Hammers der Säugetiere).

Von Huxleys Darstellung abweichend ist die Angabe von Tiedemann (10), dass die drei Seiten des rechtwinkligen Dreiecks, das durch Extra- und Suprastapediale gebildet wird, an dem Trommelfell befestigt sei. (Nach Huxley sollte der Suprastapedialfortsatz frei durch die Paukenhöhle aufsteigen.) Das Infrastapediale lassen alle Autoren frei durch die Paukenhöhle hindurchtreten.

Das Infrastapediale hat nun noch eine wichtige Rolle bei der Beurteilung der Extracolumella der Vögel gespielt. Die Vorstellung, die Breschet hegte, dass die Extracolumella dem Hammer plus dem Amboss der Säuger entspreche, ward von anderen Autoren ebenfalls vertreten und erfuhr durch Präparation einer kontinuierlichen Verbindung zwischen dem „Infrastapediale" und dem Meckelschen Knorpel eine Stütze. Eine solche kontinuierliche Verbindung hat Peters (68) bei Embronen von Struthio camelus und von Spermestes atricapilla beschrieben; Gadow (88) hat bei Rhea americana den Knorpel wenigstens bis jenseits der Paukenhöhle und bis zum Unterkiefer verfolgt, und neuerdings giebt auch Versluys (98) an, dass er den Knorpelstrang bei einem erwachsenen Struthio camelus bis in die Nähe des Unterkiefers verfolgt habe. Versluys ist daher wie Peters und Gadow zu der Annahme geneigt, dass in der That hier einmal eine kontinuierlich knorplige Verbindung zwischen der Extracolumella und dem Unterkiefer bestanden habe, wie er sie auch bei den Sauriern aus dem Verhalten des Processus internus der Extracolumella erschlossen zu haben glaubt.

Irgend eine Verbindung des Infrastapediale mit dem Zungenbein besteht beim erwachsenen Vogel nicht.

Als interessante Säuger-Ähnlichkeit findet sich ein durchbohrter Stapes beim neuholländischen Kasuar sowie beim Pelikan (Stannius).

Muskeln.

Was schliesslich Muskeln anlangt, so beschreibt Breschet nur einen M. laxator tympani, der von hinten her durch einen Knochenkanal in die Paukenhöhle tritt und an dem Trommelfell sowie den in das-

selbe eingelassenen Teilen der Extracolumella inseriert. Platner (39) bezeichnet diesen Muskel als Tensor tympani und berichtet, dass er am Hinterhaupte entspringe; am ausführlichsten aber ist Gadow (91): Der Muskel ist verhältnismässig stark, entspringt fleischig von der unteren Fläche des Os occipitale basilare, seitwärts neben dem Condylus, und geht durch ein grosses Loch in die Paukenhöhle. Die Sehne inseriert sich nicht nur an dem oben beschriebenen Dreieck des Malleus, sondern breitet sich auch mit unzähligen, sehr feinen Sehnenfäden am Trommelfell aus. Dieser Muskel spannt das Trommelfell und zieht es nach aussen. Der Muskel entspricht dem M. tensor tympani der Säugetiere und wird von einem feinen Zweige des R. III. N. trigemini innervirt. Ein M. stapedius, der vom N. facialis innerviert wird, fehlt den Vögeln[1]).

Es ist schwer zu glauben, dass diese Schilderung Gadows richtig ist. Sie steht in schroffem Widerspruch mit dem, was sonst über den Mittelohrmuskel der Sauropsiden bekannt ist, vor allem im Widerspruch mit den positiven Angaben Killians. Zudem wäre die Innervation eines Muskels, der vom Os occipitale basilare kommt und von hinten her an das Trommelfell herantritt, durch den N. trigeminus, denn doch eine sehr merkwürdige Erscheinung.

Ganz anders lautet die Angabe von Killian (90 a und b), der offenbar denselben Muskel vor sich gehabt hat, denselben aber von einem besonderen Facialis-Ästchen versorgt werden lässt. Killian fand ihn bei Enten, Gänsen, Hühnern und sah, dass er bei Embryonen an der Spitze der Infrastapediale ansetzt, später aber auf den Trommelfellrand übergeht.

Chorda tympani.

Was den Verlauf der Chorda tympani bei den Vögeln anlangt, so sind mir darüber bekannt die Angaben von Tiedemann (10), Platner (29), Hasse (73a) und Magnien (85)[2]). Tiedemann sagt, sie „dringt durch eine besondere Öffnung aus dem Fallopischen Kanal in die Paukenhöhle, beugt sich abwärts neben dem kleinen Seitenfortsatz des Knorpels des Gehörknöchelchens, läuft dann quer zu dem Körper des Gehörknöchelchens fort, mit dem sie durch Zellgewebe verbunden ist und tritt endlich aus der Paukenhöhle heraus, worauf sie sich mit dem dritten Ast

---

1) Trotzdem schildert Gadow einige Seiten später die Entwickelung eines Musc. stapedius.

2) Tiedemann giebt als ersten Darsteller an: M. Galvani (De volatilium aure: Commentar. Bononiens. T. 6. 1783, pag. 420); ferner erwähnt Breschet (36) eine Arbeit von sich selbst, und Magnien eine solche von Bazin. Diese habe ich bisher nicht zu Gesicht bekommen.

des fünften Nervenpaares vereinigt.“ Daraus geht aber die spezielle Lage zu dem kleinen Seitenfortsatz der Columella sowie zu dieser selbst nicht hervor. Klarer ist dagegen das Bild, das man sich aus Hasses Darstellung der diesbezüglichen Verhältnisse beim Huhn machen kann. Danach zieht der Stamm des Facialis in einem knöchernen Kanal über die Fenestra vestibuli nach hinten und giebt die Chorda ab, die nach vorn verlaufend erst in dem Hauptkanal liegt und dann durch einen besonderen, dorsal von der Fenestra vestibuli ausmündenden Kanal an die Innenfläche des Quadratbeins tritt. Geht aus dieser Schilderung schon hervor, dass die Chorda dorsal von der Columella bleibt, so wird das noch bestätigt durch Hasses Betrachtungen auf pag. 202: „Dass die Chorda statt frei in die Paukenhöhle zu treten und über die Gehörknöchelchen weg zu verlaufen, weiter nach innen hin zieht und den Canalis Fallopiae nicht verlässt, möchte wohl mit der eigentümlichen Entwickelung der Gelenksverbindungen des Unterkiefers zusammenhängen, hinter den weg ja die Chorda treten muss, um zu ihrem Bestimmungsorte zu gelangen und den dritten Ast des Trigeminus zu erreichen. Durch das bei einigen Vögeln innerhalb der Höhle des mittleren Ohres gelagerte Quadratbein und dessen bedeutende Entwickelung wird die Chorda, wenn man so will, immer näher zur Paukenhöhlenwand gedrängt und bleibt somit am naturgemässesten in seinem [1]) ursprünglichen Verlaufe im Canalis Fallopiae und in dessen Fortsetzung dem nach vorne gehenden Kanal.“

Danach scheint der Verlauf der Chorda bei den Vögeln im Prinzip der gleiche zu sein wie bei den Sauriern. Magnien hat leider gar keine nähere Angabe über die Lage der Chorda zur Columella gemacht; er sagt nur: „dans son trajet de la columelle à l'os carré, le filet nerveux accompagne un mince faisceau élastique (elastisches Bändchen de Platner), qui s'insère à la face postérieure du même os.“ Ich bin nicht sicher, ob es gestattet ist, das „trajet“ so aufzufassen, dass die Chorda über die Columella hinwegtritt. Von den anderen Angaben Magniens ist noch wichtig die, dass Meleagris gallopavo sich hinsichtlich des Chorda-Verlaufes etwas anders verhält, wie die anderen untersuchten Vögel. Es scheinen also auch hier Varianten vorzukommen, ähnlich denen bei den Sauriern.

Entwickelung der Teile des schallleitenden Apparates bei den Vögeln.

a) Tubo-tympanaler Raum. Trommelfell.

Ich habe schon in der historischen Einleitung auseinandergesetzt, wie die Entwickelung des mittleren und äusseren Ohres gerade beim

1) Soll wohl „ihrem“ heissen.

Hühnchen schon Gegenstand der Kontroverse zwischen Huschke, Rathke und v. Baer war, und brauche daher hier nicht noch einmal darauf zurückzukommen. Trotz des Widerspruches von Baer hat Huschke 1832 an seiner Schilderung festgehalten, dass die Paukenhöhle und Ohrtrompete, sowie der äussere Gehörgang beim Hühnchen aus einer Umwandlung der ersten Visceralspalte entstehe. Dieselbe Auffassung vertreten Reichert (37), später Rathke (61) und Koelliker (61). Dagegen kam Moldenhauer 1877 wieder zu einem anderen Ergebnis: dass nämlich an der Bildung der Paukenhöhle und der Tuba auditiva die erste Visceralspalte unbeteiligt sei. Das tubo-tympanale Raumsystem entstünde vielmehr aus einer Rinne der Rachenwand (Sulcus tubo-tympanicus), als Folge einer sekundären Erweiterung derselben. Mit Rücksicht auf die neueren Erfahrungen bei Säugern möchte die Vermutung erlaubt sein, ob dieser Ausschluss der ersten Visceralspalte von der Bildung des tubo-tympanalen Raumes nicht doch vielleicht zu rigoros ist. Im übrigen sind Moldenhauers Angaben von grösster Bedeutung gewesen: sie lehrten die Bildung des äusseren Gehörganges aus der ersten Kiemenfurche durch Vorwachsen der Umgebung nach aussen kennen, und die Substanzanlage des Trommelfelles betrachten als ein ausgedehntes Substanzgebiet in der Nachbarschaft der ersten Kiemenfurche (nach Moldenhauer: des ersten Kiemenbogens), das von vornherein die Elemente des äusseren, mittleren und inneren Keimblattes in sich einschliesst und sich durch die ganze Wandstärke des Kiemenbogens erstreckt. Die Flächenausdehnung dieser Substanzanlage ist anfänglich unbestimmt und ihre Begrenzung erfolgt erst später. Die Verdünnung des Trommelfelles kommt durch die Ausweitung der Paukenhöhle, unter Resorption der Bindesubstanzmassen, zustande.

Dass die erste Visceralspalte an der Bildung des tubo-tympanalen Raumes thatsächlich beteiligt sei, wird von C. K. Hoffmann (84) behauptet.

b) Columella auris.

Die Entwickelung der Columella auris der Vögel ist von Reichert (37) beobachtet worden, und Reichert hat, wie das schon in dem historischen Teil zur Sprache kam, die Gesamtcolumella für das proximale abgegliederte Stück des Zungenbeinbogens erklärt.

Auf dem Boden dieser Angabe steht Parker (66 und 69), ohne, wie ich sehe, den Vorgang selbst durch eigene Beobachtungen belegen zu können. Im Gegenteil, ein Stadium, in dem die Columella mit dem Zungenbeinbogen zusammenhängt, scheint er nicht beobachtet zu haben. Auch in der Arbeit von 1876 ist nichts Bestimmtes darüber geschildert; die Auffassung Parkers geht auch für die Columella der Vögel dahin, dass

die Fussplatte labyrinthär, der ganze Stiel mit dem Aussenknorpel hyalen Ursprungs sei.

Mit zureichenden modernen Methoden ist der Vorgang, soweit mir die Litteratur bekannt ist, überhaupt noch nicht verfolgt worden.

G. Deutung der Teile des schallleitenden Apparates bei den Sauropsiden.

Über die Bedeutung des tubo-tympanalen Raumes bei den Sauropsiden kann ich kurz hinweggehen: C. K. Hoffmanns Befunde sprechen für, Moldenhauers Darstellung spricht gegen die Herleitung von der ersten Kiemenspalte. Hier liegt also eine Frage vor, die erst zur Entscheidung gebracht werden muss, und an der Hand von Rekonstruktionen, wie sie sich für die Säuger so bewährt haben (Piersol), leicht zu lösen sein wird

Ich wende mich also gleich zur Columella auris.

Der Versuch, eine vergleichende Betrachtung der verschiedenen Formen der Sauropsidencolumella zu geben, ist durchaus nicht so leicht, wie es scheinen könnte angesichts der Thatsache, dass es sich um einander nahestehende Formen handelt. Die grosse formale Bildsamkeit der Skelettteile tritt uns auch hier wieder deutlich entgegen, und wir werden uns derselben bewusst sein müssen, um nicht dem Fehler zu verfallen, der so vielen früheren Vergleichen anhaftet: auf Grund mehr oder minder grosser, rein äusserlicher Ähnlichkeiten Identitätsschlüsse zu ziehen. Als allgemein gültiges Schema für die Sauropsidencolumella kann gelten, dass dieselbe aus einem inneren knöchernen, stielförmigen und einem äusseren knorpeligen, häufig kompliziert gestalteten Abschnitt besteht. Das ist aber auch das einzige gemeinsame Merkmal. Denn schon in der Art, wie beide Stücke mit einander verbunden sind, zeigen sich Differenzen. Die Schildkröten, viele Saurier, die Schlangen und Vögel besitzen eine einheitliche Columella, die Krokodile und eine andere Anzahl von Sauriern besitzen eine Gliederung innerhalb des Knorpelabschnittes, sodass ein kleiner Teil desselben als knorpelige Epiphyse an dem knöchernen inneren Abschnitt stehen bleibt, und der äussere als „Extracolumella“ gegen ihn abgegliedert wird. Bei den Sauriern, wo alle verschiedenen Übergänge zwischen der kontinuierlichen Verbindung und dem Gelenke vorkommen, kann kein Zweifel sein, dass trotzdem die Gesamtcolumella immer die gleiche morphologische Grösse repräsentiert.

Um die Frage, ob das auch für alle anderen Sauropsiden Geltung hat, zu entscheiden, müssen wir uns an verschiedene Merkmale halten, da der hauptsächliche, ausschlaggebende Faktor, nämlich die Genese, erst ganz mangelhaft bekannt ist. Folgt man Parker, so wäre bei allen Saurop-

siden die Columella derartig zusammengesetzt, dass ihre Fussplatte ein periotisches, der Stiel ein hyales Element repräsentierte. Dagegen stehen aber einmal die Rathkesche Angabe, nach der bei Schlangen die ganze Columella ein Abgliederungsprodukt des Zungenbeinbogens darstellt, und das Ergebnis von C. K. Hoffmann, dass bei den Sauriern der innere Teil der Columella im Zusammenhang mit dem Labyrinth entsteht, der äussere aber als ein Abgliederungsprodukt des Zungenbeinbogens. Die Grenze zwischen beiden Abschnitten bestimmt aber Hoffmann nahe dem äusseren Ende des Columellastieles, sodass also der oben als Stapes bezeichnete Teil ein Otostapes, die Extracolumella ein Hyostapes wäre.

Dennoch kann wenigstens für Saurier, Krokodile, Vögel die Homologie der Columella gefolgert werden aus der Art der Zusammensetzung (knöcherner Stiel, knorpeliges Endstück) und aus dem Verhalten des M. stapedius resp. (bei den Sauriern) der Extracolumellasehne. Auch dass die zwar etwas abweichenden Verhältnisse bei den Schildkröten als eine wesentliche Verschiedenheit zu betrachten sind, ist nicht anzunehmen. Zweifel könnten sich ergeben über die Natur der Columella bei den Schlangen, und natürlich ist das kleine Operculum, das bei einigen von ihnen (Tortrix, nach Joh. Müller) allein vorhanden ist, nicht der Gesamtcolumella der anderen Sauropsiden homolog. Indessen lässt sich auch für die Schlangen, nicht nur auf Grund allgemeiner Erwägungen, sondern aus dem Verhalten des schallleitenden Apparates selbst, wie ich glaube, der Nachweis führen, dass letzterer „Sauropsidencharakter" besitzt. Ich komme darauf noch zurück.

Aber nicht nur für die Gesamtauffassung, sondern auch für den speziellen Vergleich der einzelnen Abschnitte macht sich der Mangel exakten embryologischen Materials schmerzlich bemerkbar. Bisher sind die diesbezüglichen Vergleiche einem formalen Schema angepasst gewesen, für das die Form der Extracolumella bei den Krokodilen die Grundlage abgab. Es ist mir indessen sehr zweifelhaft, ob wirklich die alten seinerzeit von Huxley geschaffenen Ausdrücke Extra-, Supra- und Infrastapediale immer den dazu berechtigten Teilen der Extracolumella beigelegt wurden.

Es hat keinen Zweck, näher auf die speziellen Irrtümer hinzuweisen, die wahrscheinlich begangen sind; es genügt mir, zu betonen, dass die Vergleiche, die in jenen Bezeichnungen zum Ausdruck kommen, auf sehr schwankenden Füssen stehen und in den speziellen Fällen nicht genügend begründet sind.

Am meisten Schwierigkeiten haben die Verhältnisse bei Sphenodon gemacht. Huxley sah als Erster in der Kontinuität des Zungenbeinhorns mit der Extracolumella einen primären Zustand,, von dem aus nicht

nur die bei den übrigen Reptilien, sondern überhaupt der bei allen Wirbeltieren eine Erklärung erfahren sollte, in dem Sinne, dass der ganze stapediale Apparat bis zu dem Ausbildungszustand, den er bei den Sauropsiden besitzt, genetisch dem Zungenbeinbogen angehört. Hier bei Sphenodon sollte er eben noch in der ursprünglichen Kontinuität mit letzteren sein — bei den Säugern brauchte nur noch das Quadratum als Hammer hinzu zu kommen (s. Säuger). Huxley versuchte dementsprechend auch, an jener kontinuierlichen hyo-stapedialen Platte Teile der Krokodil-Columella wiederzu finden, und er entschied sich dahin, dass der äussere Rand der Platte dem eigentlichen Zungenbeinbogen der übrigen Sauropsiden entspreche, während als Suprastapediale der Fortsatz gedeutet wurde, der ebenfalls zum Processus paroticus aufsteigt, aber mit dem Zungenbeinbogen die auf Fig. 14 (p. 1080) dargestellte Lücke begrenzt.

Nach Huxley haben sich noch andere Forscher mit dem Problem beschäftigt, die Teile der Krokodil-Extracolumella in der hyo-stapedialen Platte von Sphenodon wieder zu finden.

Von diesen sei nur noch die Deutung von Versluys erwähnt, als jüngster Versuch in dieser Hinsicht. Versluys hält den verdickten Rand der Platte, bis zum Quadratum empor, für das Zungenbeinhorn, das sekundär mit der medial davon gelegenen Extracolumella-Platte verbunden sei. An letzterer wieder glaubt er den breiten unteren Teil als Pars inferior, den schmäleren Fortsatz, der durch ein Loch vom Zungenbeinhorn getrennt wird, als Pars superior im Sinne der Saurier, die beiden Teile also als unteren und oberen Abschnitt des „Insertionsteiles", deuten zu müssen. —

Die volle Gewissheit über alle diese Fragen und über die ganze Bedeutung, die den Verhältnissen bei Sphenodon zukommt, wird ja nun freilich erst die embryologische Untersuchung geben. Trotzdem aber scheint mir, dass die genaue Kenntnis, die wir jetzt von dem ausgebildeten Verhalten besitzen, es gestattet, einige sehr bemerkenswerte Schlussfolgerungen zu ziehen, und zwar in anderer Weise, als es bisher von den Autoren geschah.

Ein Moment nämlich, das besonders zu denken giebt, ist das Verhalten der Nerven, speziell der Chorda tympani bei Sphenodon, das Versluys als „sehr abweichend und befremdend" bezeichnet. Wie oben geschildert, liegt die Besonderheit darin, dass die Chorda hinter dem Stapes den Stamm des Facialis verlässt, und dann medial von der Extracolumella-Sehne und aussen von dem mit der Extracolumella verbundenen Hyoidhorn nach vorn verläuft. Versluys, der diesen Verlauf nicht in Einklang zu bringen vermochte mit dem, den die übrigen Saurier zeigen, fügt hinzu: „Als ursprünglich wird wohl niemand diesen Verlauf betrachten wollen". Ich will

die Frage, ob ursprünglich oder nicht, zunächst beiseite lassen, und nur untersuchen, ob es möglich ist, den Chorda-Verlauf bei Hatteria in eine Beziehung zu dem anderer Lacertilier zu bringen. Und das glaube ich allerdings.

Um die prinzipielle Übereinstimmung im Verlaufe der Chorda deutlicher zu machen, wäre nur nötig, dass sich etwa an der in Figur 13 (p. 1079) markierten Gliederungsstelle eine wirkliche Abgliederung des Hyoidhornes vollzöge, und der darüber befindliche Abschnitt, frei geworden, als Insertionsteil der Extracolumella in ein Trommelfell eingeschlossen würde. In der „mittleren Lage" desselben steckt er ja überhaupt schon. Als Insertionsteil müsste sich also die Partie der Extracolumella ausbilden, an die die „Sehne" ansetzt, — wie ja auch bei den Lacertiliern die Sehne am Insertionsteil der Extracolumella befestigt ist. Was den von der Chorda bei Hatteria unmittelbar umschlungenen Abschnitt der Extracolumella resp. des Hyoidhornes anlangt, so könnte man in ihm eine dem Processus internus entsprechende Bildung sehen, doch lässt sich das im Augenblick noch nicht mit Sicherheit sagen, da auch andere Möglichkeiten denkbar sind[1]). (Es könnte z. B. auch die medial von der in Fig. 13 dargestellten Öffnung gelegene Spange dem Proc. internus entsprechen. Darüber muss die Entwickelungsgeschichte aufklären).

Bei dieser Betrachtungsweise verliert der Chordaverlauf bei Hatteria das Paradoxe und zeigt sich als durchaus dem der Lacertilier entsprechend. Der einzige Unterschied ist, dass bei Lacertiliern der Zusammenhang des Hyoidhornes mit der Extracolumella nur embryonal vorhanden ist, dann aber sich löst, worauf der Insertionsteil der Extracolumella sich spezieller ausgestaltet.

Unter dieser Beleuchtung gewinnen die Zustände bei Sphenodon aber auch noch eine weitere Bedeutung: sie können dazu dienen. die Zustände bei den Reptilien an die der Amphibien anzuknüpfen, ja ich werde weiter unten darauf hinweisen, dass auch für die Auffassung der Verhältnisse bei den Säugern sich hieraus ein bemerkenswerter Fingerzeig ergiebt. Ich habe schon vor sechs Jahren, wie ich glaube, als erster, auf die Bedeutung der Chorda tympani für die Auffassung der Gehörknöchelchen hingewiesen, indem ich sagte ([93], pag. 399): „ Dass bei den Sauriern die Verhältnisse doch erheblich andere geworden sind, als

---

[1]) In der Richtung und Stärke des Fortsatzes bei Hatteria kann ein Grund gegen diesen Vergleich nicht liegen. Auch bei Chamaeleo ist der Fortsatz dick. Die Beweglichkeit oder Unbeweglichkeit des Quadratums muss naturgemäss die Verbindung der Extracolumella beeinflussen.



sie bei den Anuren waren, scheint mir schon auf Grund des Nervenverlaufes angenommen werden zu müssen. Bei den Anuren überschreitet der Facialis einmal, und zwar in der Richtung von vorn nach hinten, die Columella; bei den Sauriern dagegen, ebenso wie auch weiter bei den Säugern, zweimal, 1. dicht am Cranium in der Richtung von vorn nach hinten, als „Stamm des Facialis", und 2. weiter lateralwärts in der Richtung von hinten nach vorn als „Chorda tympani." Ich möchte hierzu zunächst bemerken, dass in diesem Passus ein leicht einsehbarer Lapsus stehen geblieben ist; die Worte: „ebenso wie auch bei den Säugern" sind unrichtig, da allerdings die Chorda hier noch einmal in der Richtung von hinten nach vorn den schallleitenden Apparat kreuzt, aber nicht noch einmal über einen Teil desselben herübertritt. Für die Saurier ändert sich aber dadurch nichts. Ferner sagte ich: „Es kann nicht wohl fraglich sein, dass der Vorläufer der „Chorda tympani" der R. mandibularis des Facialis bei den Amphibien ist. Dieser tritt aber zur Ohr-Columella in gar keine Beziehungen. Sein Verlauf bei den Reptilien bleibt völlig unverständlich, wenn man ihn nicht in Zusammenhang zu bringen vermag mit Verschiebungen der Skelett-Teile". Hier zeigt uns nun Sphenodon einen Zustand, der als Übergang zwischen dem der Amphibien und dem der Lacertilier gelten kann. Um Missdeutungen zu entgehen, bemerke ich, dass es mir natürlich nicht einfällt, Sphenodon und die Lacertilier von den Anuren abzuleiten; wir haben es hier mit Organisationszuständen zu thun, die bei den jetzt lebenden und untersuchten Formen in hoher Spezialisierung angetroffen werden; die Erforschung der ihnen gemeinsamen Grundzüge erachte ich als erste Aufgabe morphologischer Forschung; die spezielle, phylogenetische Verknüpfung der Formen aber kann nicht aus einem Organisationsmerkmal erschlossen werden, am allerwenigsten aus Skelettgebilden, die im Dienste eines, der speziellen Anpassung in so hohem Masse unterworfenen Apparates stehen, wie es die Mittelohr-Einrichtungen sind.

Über die Homologie der Chorda tympani bei den Amphibien ist in den letzten Jahren mehrfach gearbeitet worden. Gegenüber früherer Deutungen (= R. mandibularis externus der Selachier Froriep [87]) habe ich selbst schon 1888 geltend gemacht ([88], pag. 461), dass die Chorda bei den Amnioten ihr Verbreiterungsgebiet wesentlich nach innen vom Unterkieferknochen besitzt. Diese Bemerkung ist seitdem mehrfach citiert und angenommen worden. Die Homologie der Chorda tympani mit dem R. mandibularis (internus) des Facialis der Amphibien hat zuerst O. S. Strong (87, 92, 95) in seinen vortrefflichen Untersuchungen über die Gehirnnerven der Amphibien ausgesprochen, unabhängig von ihm war auch ich zu der

gleichen Vorstellung gelangt (93). Was den speziellen Verlauf des R. mandibularis (internus) des Facialis[1]) beim Frosch anlangt, so habe ich denselben unlängst (Anatomie des Frosches, II, 1, pag. 148) eingehend geschildert; hier ist vor allem von Bedeutung, dass er vom Facialis abgegeben wird, kaudal von der Ohrcolumella, über die der Facialisstamm hinweggetreten ist, und dann, aussen vom Cornu principale des Zungenbeinknorpels bleibend, zu seinem Verbreitungsgebiet nach vorn verläuft. Das ist also prinzipiell der gleiche Verlauf, den auch die Chorda tympani bei Sphenodon nimmt; von diesem Verhalten aber lässt sich das bei den Lacertiliern in der oben angegebenen Weise leicht ableiten. So werden also durch den Zustand bei Sphenodon zwei weit von einander differierende Zustände wie die bei den Anuren und den Sauriern miteinander verknüpft, und darin darf ein weiterer Beweis dafür gesehen werden, dass in der That bei den Sauriern sich ein neues hyales Element zu der „Columella" wie sie bei Amphibien vorhanden ist, hinzugesellt. Mit dieser Auffassung steht das Verhalten der Muskeln durchaus im Einklang.

Überblicken wir das, was über Mittelohr-Muskeln bei den Sauropsiden gesagt wurde, so finden wir gegenüber den Amphibien einen ganz fundamentalen Unterschied. Die Operkularportion des M. levator scapulae superior, die bei den Amphibien vorhanden war, fehlt, nnd dafür hat sich von einem ganz anderen Muskel-Gebiet ein Teil abgespalten und in den Dienst des Gehörorganes begeben. Das betreffende Gebiet ist das des N. facialis, also Muskulatur des Zungenbeinbogens und der so entstandene „M. stapedius" inseriert an dem äusseren Abschnitt der Columella oder an dem Trommelfell direkt. In letzterem Falle ist aber immer nachweisbar gewesen, dass embryonal der Ansatz an der Extracolumella erfolgt und erst sekundär die Insertion auf das Trommelfell selbst übergeht (Killian). Wir finden diesen M. stapedius in besonders kräftiger Ausbildung bei Krokodilen; vorhanden war er ferner bei Vögeln und bei Lacertilier-Embryonen. Dagegen bleibt er bei erwachsenen Sauriern wie auch bei Sphenodon nur als Extracolumella-Sehne bestehen. Bei Schildkröten und Schlangen ist das Homologon dieses M. stapedius bisher nicht nachgewiesen.

---

[1]) Die Bezeichnung „internus" beruht darauf, dass bei der Froschlarve noch ein für Seitenorgane bestimmter R. mandibularis externus vorhanden ist, der bei der Metamorphose zu Grunde geht (Strong). Ich möchte hier noch bemerken, dass es wohl auf einem Irrtum beruht, wenn Gegenbaur ([98] pag. 812) unter Berufung auf Strong, die Chorda tympani mit einem R. palatinus vergleicht. Strong hat (92) die Chorda tympani und den R. palatinus von dem Fasciculus communis abgeleitet, aber keinen Zweifel darüber gelassen, dass: „the small branch to the lower jaw would represent the Chorda tympani." Das Verbreitungsgebiet der Chorda spricht gegen die Palatinus-Homologie.



Zur Nomenklatur sei bemerkt, dass, wenn auch die Homologie dieses Sauropsiden-Muskels mit dem M. stapedius der Säuger feststehen dürfte, doch streng genommen der Sauropsiden-Muskel ein M. extracolumellaris ist. Der Name Stapedius ist hier ein Nomen appellativum, das nur in Bezug auf den Vergleich des Muskels selbst Gültigkeit hat.

Neben diesem Muskel kommt nur noch ein zweiter vor: bei den Geckoniden. Hier besteht ausser der „Sehne“, die dem eigentlichen M. stapedius entspricht, noch ein wirklicher, vom Zungenbeinbogen zur Extracolumella ziehender Muskel, der physiologisch als M. laxator tympani zu bezeichnen ist. Er gehört ebenfalls dem Facialis-Gebiet an. Bei keinem anderen Vertreter der Sauropsiden ist ein ähnlicher Muskel gefunden worden; er nimmt somit eine isolierte Stellung ein und Versluys ist offenbar ganz im Recht, wenn er ihn für einen Erwerb der Geckoniden betrachtet. Die mancherlei speziellen Differenzierungen, die das Gehörorgan der Geckoniden zeigt, machen diese Anschauung durchaus plausibel.

Beachten wir nun auch noch den Umstand, dass es der Insertionsteil der Columella ist, an dem jener neu entstandene M. stapedius inseriert, also der Teil, von dem schon die Überlegung ergiebt, dass er der labilere, mehr dem Wechsel unterworfene ist. Wir werden uns die Frage vorzulegen haben: wanderte der Muskel allein in das Trommelfell an einen bereits vorhandenen Insertitionsteil oder folgte er einem Skelettstück, dem er schon vorher verbunden war und das aus irgend einem Grunde seine Lage änderte und zum Insertionsteil der Columella wurde? Meiner Ansicht nach ist das letztere das wahrscheinlichere. Man kann, glaube ich, die Trommelfellbildung, wie sie bei den höheren Anuren zum Abschluss gekommen ist, nicht zum Ausgangspunkt neuer Umwandelungen machen. Es muss ein indifferenter Zustand sein, an den einerseits die Ausbildung bei den Anuren, anderseits die bei den Sauropsiden anknüpfte. Wie dieser indifferente Zustand aussah, können wir nur ungefähr erschliessen; in Betracht kommt hier vor allen Dingen, dass auch bei den Amphibien, bei denen das Ende der Columella an das Quadratum anstösst, Verbindungen mit dem Hyoid vorgebildet sind. Eine solche besteht vor allem in dem Ligamentum hyo-suspensoriale (s. Fig. 3), das bei Menobranchus genau an derselben Stelle des Quadratum befestigt ist, wie das Lig. suspensorio-stapediale.

Nach Wiedersheim (77) geht dasselbe bei Proteus vom Quadratum zur Spitze des sog. „Keratohyale“ und ist sehr kurz, so dass also die Spitze des „Keratohyale“ selbst in grosse Nähe des Quadratums gelangt. Es werden sich gewiss Zustände finden lassen, die noch leichter es verständlich machen, dass das distale Ende der Columella, wie sie bei

Amphibien besteht, statt mit dem Quadratum, mit dem Zungenbeinbogen in nähere Beziehung tritt. Genau genommen ist der Zustand der Hatteria prinzipiell gar nicht so unähnlich dem mancher Urodelen.

So sprechen also mehrere Momente für die Auffassung, dass die Columella der Saurier nicht in toto mit der der Anuren verglichen werden darf, dass vielmehr bei den Sauriern neben einem älteren medialen Element ein jüngeres laterales vorhanden ist, das dem Zungenbeinbogen entstammt, wie der zu ihm tretende, bei den Amphibien ebenfalls noch nicht vorhandene Muskel der Facialis-Muskulatur angehört. Die Trommelfell-Bildungen bei Anuren und Sauriern sind nicht direkt miteinander in Zusammenhang zu bringen.

Diese Auffassung der Dinge lässt sich nicht mit einem kurzen Schlagwort, das die Verhältnisse bei Hatteria als „primär“ oder „sekundär“ bezeichnete, ausdrücken. Letztere sind in gewissem Sinne sekundär und in gewissem Sinne primär und bis zu einem gewissen Grade behalten die diesbezüglichen Überlegungen früherer Autoren ihre Gültigkeit. Dem Amphibien-Zustand der Columella gegenüber kann man in der That die Verbindung des Hyoids mit der Columella als „sekundär“ bezeichnen; insofern aber, als letztere Verbindung wieder der Ausgang für die weitere Ausgestaltung bei den Sauriern wird, ist sie „primär“. Es scheint fast, als ob gerade die Verwendung jener Schlagworte die eingehendere Analyse der Zustände gehemmt habe[1]).

Die vorstehenden Ausführungen gelten ja nun freilich zunächst für die Columella und Extracolumella der Saurier; aber, wie schon oben bemerkt, dürfte man wohl berechtigt sein, die Columella der Sauropsiden als ein in der Hauptsache gleichwertiges Gebilde aufzufassen. Was bisher über den Verlauf der Chorda tympani bekannt geworden ist, berechtigt zu dieser Annahme (s. oben die Bemerkungen über die Vögel und Schlangen).

Hiernach erübrigt es sich, noch speziell auf die Vergleiche einzugehen, die die Totalhomologie der Anuren- und der Saurier-Columella zu Grunde legen. Eine Berechtigung, die verschiedenen Abschnitte der Anuren-Columella mit Namen zu bezeichnen, die für die Sauropsiden-Columella geschaffen waren (Supra-, Extra-, Infrastapediale), liegt nicht vor.

Schliesslich muss in Bezug auf den Vergleich der Sauropsiden-Columella mit den Gehörknöchelchen der Säuger daran erinnert werden, dass

[1]) Dabei möchte ich aber doch noch darauf hinweisen, dass bei der obigen Fassung die Natur des inneren Columella-Abschnittes, der der Amphibien-Columella zu vergleichen wäre, ganz ausser Spiel gelassen ist, angesichts der widerspruchsvollen Anschauungen darüber. Sollte es sich herausstellen, dass auch dieser dem Zungenbeinbogen genetisch angehört, dann würden freilich die Verhältnisse bei Hatteria in noch ganz anderem Sinne als primär zu bezeichnen sein.



in den wenigen Fällen, in denen die Ontogenese der betreffenden Teile untersucht worden ist (von Rathke bei der Natter, vor allem aber von C. K. Hofmann bei Lacerta), sich von den Visceralbogen nur der zweite, nicht aber der erste als beteiligt erwiesen hat. Was die verschiedentlich beschriebenen Verbindungen der Extracolumella mit dem Meckelschen Knorpel betrifft, so sind dieselben bisher noch nicht in ihrer Genese verfolgt worden, sodass es, selbst ihre Existenz vorausgesetzt, nicht berechtigt ist, sie in ihrer Bedeutung für die Auffassung der Extracolumella höher zu bewerten, als die kontinuierlich von jungen Stadien an durchgeführten Beobachtungen von C. K. Hoffmann. Um die genetische Zugehörigkeit der Extracolumella zu dem Meckelschen Knorpel zu begründen, können wir uns heutzutage nicht mit vereinzelten Beobachtungen eines Verbindungsstranges zwischen beiden Teilen begnügen, sondern müssen verlangen, dass derselbe bei irgend einer Form in seiner Ausbildung verfolgt werde, und zwar mit Methoden, die einen Zweifel an seiner histologischen Natur ausschliessen.

3. Säuger und Mensch.

A. Ausgebildete Zustände.

Die allgemeine Anordnung der Teile des schallleitenden Apparates bei den Säugern und dem Menschen ist bekannt. Von den Besonderheiten seien kurz die hauptsächlichsten genannt. 1. Der Mittelohrraum beginnt fast überall mit einer engen Ohrtrompete vom Rachen aus und erweitert sich zur Paukenhöhle. 2. Die Paukenhöhle wird aussen durch ein Trommelfell abgeschlossen, das in der Tiefe eines äusseren Gehörganges liegt. 3. Das Trommelfell ist ausgespannt in einem knöchernen Rahmen. Das Os tympanicum, das diesen formiert, ist in verschiedener Weise ausgebildet und kann sehr bedeutende Dimensionen erreichen. 4. Es besteht eine Kette von drei Gehörknöchelchen, Stapes, Incus, Malleus[1]). Die Fusplatte des Stapes verschliesst die Fenestra vestibuli, das Manubrium des Malleus ist in das Trommelfell eingelassen. 5. Von Muskeln sind zwei vorhanden: der M. tensor tympani, der am Hammer, und der M. stapedius, der am Steigbügel ansetzt. Ersterer gehört in das Gebiet des dritten Trigeminus-Astes, letzterer in das des N. facialis. 6. Der Unterkiefer artikuliert vermittelst seines aufsteigenden Fortsatzes direkt am Schuppenbein.

[1]) Das früher als gesonderter Knochen beschriebene Os lenticulare s. orbiculare (Sylvii) ist ein Teil des Ambos. (Schon von Hyrtl (45) behauptet, neuerdings allgemein bestätigt, auch durch die Entwickelungsgeschichte.)

Auf die speziellen Ausbildungen, die der Raum der Paukenhöhle erfährt, gehe ich hier nicht ein und verweise in dieser Hinsicht besonders auf Hyrtl (45). Von allgemeinerer Bedeutung ist, dass der N. facialis zwar wie überall, in der Richtung von vorn nach hinten oberhalb der Fenestra vestibuli verläuft, aber nicht frei durch die Paukenhöhle, resp. unter deren Schleimhaut, sondern eingeschlossen in einen knöchernen Kanal an der medialen Paukenhöhlen-Wand. Hinter der Fenestra vestibuli setzt sich dieser Kanal nach abwärts fort. Bevor der Nerv aus ihm heraustritt, giebt er noch die Chorda tympani ab, die aus dem Kanal in die Paukenhöhle dringt, diese in der Richtung von hinten nach vorn durchzieht, aber unterhalb der Hammer-Amboss-Verbindung liegend, und dann die Paukenhöhle wieder verlässt. Auch der M. stapedius liegt nicht frei in der Paukenhöhle, sondern ist von einem knöchernen Mantel umgeben (Eminentia pyramidalis).

Nur von den Gehörknöchelchen, deren allgemeine Form als bekannt gelten kann, seien einige Besonderheiten erwähnt; ausführliche Mitteilungen über ihre Formen, nebst zahlreichen bildlichen Darstellungen, geben Hyrtl (45) und vor allem Doran (79).

Hammer und Amboss bieten mannigfache Formverschiedenheiten dar, die wesentlich vom physiologischen Gesichtspunkte aus interessant sind. Besonders der Hammer variiert sehr. Erwähnt sei das Vorkommen von Verwachsungen, die der Hammer eingeht, so mit dem Amboss (z. B. bei Echidna und manchen Rodentia) oder mit dem Os tympanicum (Cetacea). Nach Hyrtl ist bei den Cetaceen diese Verwachsung so breit, dass an eine wenn auch noch so geringe Beweglichkeit des Hammers gar nicht zu denken ist. Die Gestalt des Amboss unterliegt viel weniger Verschiedenheiten als die des Hammers.

Vom morphologischen Standpunkte aus am interessantesten sind die Formverschiedenheiten des Stapes.

Die typische Form des Säugetier-Stapes ist die, nach der er eben genannt ist: die Form des Steigbügels mit einer Fussplatte und zwei Schenkeln. Sie findet sich bei weitaus den meisten Säugern, wobei freilich die Weite der Durchbohrung in bedeutenden Grenzen schwankt. Überall wo sie besteht, wird sie bedingt durch das Verhalten des embryonalen Stapes-Blastemes, das sich rings um eine Arteria stapedialis anlegt. Diese Arteria stapedialis durchbohrt somit den typischen Säuger-Stapes im Embryonalstadium stets, sie kann aber auch in den ausgebildeten Zustand übernommen werden. Diese Thatsache, die Existenz einer den Stapes durchsetzenden Arterie bei erwachsenen Säugern, ist zuerst von Otto (26) für eine ganze Reihe von winterschlafenden Formen festgestellt worden

(Chiropteren, Erinaceus, Talpa, viele Nager); Otto hielt das durchbohrende Gefäss für die Carotis interna und nahm die Möglichkeit eines Zusammenhanges zwischen dem eigentümlichen Verlauf des Gefässes und dem Winterschlaf der betreffenden Tiere an. Auch A. Meckel (28), der das Gefäss bei Erinaceus und Myoxis fand, hielt es für die Carotis interna. Dagegen erklärte Hyrtl, dass das fragliche Gefäss, das er bei Chiropteren, Insectivoren, Lemur und vielen Nagern fand und als Steigbügelarterie bezeichnete, einen Teil des Gehirns, die Orbita und ihren Inhalt sowie den ganzen Oberkiefer versorge[1]), aber nicht durch die Carotis interna selbst repräsentiert werde. Fraser (82) bezeichnet die nur embryonal auftretende Arterie als A. stapedialis, die bleibende als A. stapedio-maxillaris, unterscheidet also zwei Ausbildungs-Formen des Gefässes. Bei der erwachsenen Ratte geht die Arterie hervor aus einem mit der A. carotis interna gemeinsamen Stamm und endet in einem Gefässabschnitt, der der A. infraorbitalis beim Menschen entspricht.

Auf ihrem Wege durch den Stapes wird die A. stapedialis häufig in grösserer oder geringerer Ausdehnung umschlossen von einem knöchernen Kanal, der für sich einen den Stapes durchsetzenden Knochen bildet (Pessulus, Carlisle 1805. Canalis intercrualis Doran). Ausführlich hat Hyrtl über diesen Pessulus gehandelt, der (ich citiere nach Stannius) auch solide gefunden wird. Auch bei Doran finden sich zahlreiche Angaben über den „bony intercrural canal", der ganz besonders häufig und in bedeutender Längen-Ausdehnung bei Insectivoren gefunden wird. Welchem Mutterboden hier die Knochensubstanz entstammt, wäre sehr interessant zu untersuchen; bisher lässt sich nicht sagen, ob das Stapes-Blastem an seiner Bildung beteiligt ist. Allerdings ist das nicht gerade wahrscheinlich.

Von den Form-Eigentümlichkeiten des Säuger-Stapes ist die bemerkenswerteste der Mangel einer Durchbohrung, wodurch ein Stapes columelliformis zustande kommt, der mehr oder minder stark an die Sauropsiden-Columella erinnert. Ein Stapes columelliformis findet sich bei den Monotremen, bei vielen Marsupialiern, (Phalangistiden), und bei einigen Edentaten (Manis). Hier besteht also der Stapes nur aus einer Fussplatte und einem central aufsitzenden stäbchenförmigen Stil. Ob ein Stapes columelliformis in allen Fällen mit Recht einer Sauropsiden-Columella verglichen wird, scheint mir noch nicht ganz ausgemacht. Ich komme darauf bei Besprechung der Entwickelungsgeschichte noch einmal zurück. Von

[1]) Hyrtls Spezialarbeit über diesen Punkt konnte ich nicht erhalten und gebe daher die obigen Daten nach Fraser. In Hyrtls „Gehörorgan" finden sich eine Anzahl spezieller Schilderungen der Paukenhöhlen-Gefässe.

sonstigen Besonderheiten des Stapes sei noch erwähnt, dass er mit der Fenestra vestibuli durch Synostose verbunden sein kann (z. B. Cetacea).

Wiederholentlich sind ausser den drei typischen Ossicula auditus noch andere Knöchelchen in der Paukenhöhle beschrieben worden (cf. Hyrtl [45]) Erwähnt sei hier noch ein Sesambeinchen im M. stapedius. Wahrscheinlich ist es die Anlage eines solchen, die in verschiedenen Abbildungen Parkers ([85]; bei Tatusia, Dasypus, Bradypus) als „Interhyale" oder Infrastapediale bezeichnet ist.

B. Entwickelung.

1. Tuba auditiva, Cavum tympani, Membrana tympani.

Wie schon im historischen Teil ausgeführt, ist Huschke zuerst zu der Vorstellung gelangt, dass aus der ersten Kiemenspalte der Säuger und Vögel die Ohrtrompete, die Paukenhöhle und der äussere Gehörgang werden. Genaue Mitteilungen machte darüber 1832 Rathke für Schaf-Embryonen; Reichert (37), Günther (42) und Bischoff (42) schlossen sich dieser Darstellung an. Das Trommelfell entsteht nach diesen Angaben aus der Verschlussmasse, die sekundär die anfangs durchgängige Spalte in zwei Teile (äusserer Gehörgang und tubo-tympanaler Raum) teilt. Von gegenteiligen Ansichten ist vor allen die von K. E. v. Baer zu erwähnen, der auch für die Säuger (Entwickelungsgeschichte der Tiere Bd. I. pag. 219) eine sekundäre Ausstülpung der Rachenhöhle als Anlage der Paukenhöhle annimmt. Am nächsten den modernen Vorstellungen kam Valentin (35), der die direkte Entstehung aus der ersten Visceralplatte nur für die Tuba auditiva annimmt, während er die Paukenhöhle als eine sekundäre Bildung des Tuba-Raumes anspricht und für den äusseren Gehörgang eine Beziehung zur ersten Spalte überhaupt bezweifelt.

Bis zur Mitte der siebziger Jahre ist die Rathke-Reichertsche Darstellung wohl die herrschende geblieben, so findet sie sich vertreten, wie natürlich, in dem Lehrbuch von Rathke selbst (61) und auch in dem von Koelliker (61). In der zweiten Hälfte der siebziger Jahre wurden aber aufs neue Ansichten laut, die, zwar unter sich in manchen Punkten uneins, doch darin übereinstimmten, dass eine Beteiligung der ersten Visceralspalte an der Bildung des mittleren und äusseren Ohres zu bestreiten sei. Moldenhauer äusserte seine schon in dem entsprechenden Abschnitt über die Vögel auseinandergesetzte Meinung, und Urbantschitsch (77) machte die auffallende Angabe (für das Kaninchen), dass die Trommelhöhle mit der Ohrtrompete sich aus einem Seitenraum der primären Mundbucht herausbilde und demnach gleich dieser vom äusseren Keimblatt über-

zogen sei. Auch in Hunts Darstellung[1]) (77) erscheint der tubo-tympanale Raum als eine Ausbuchtung der Rachenhöhle, der äussere Gehörgang als eine von der ersten Visceralspalte ganz unabhängige Bildung.

Trotz mancher Bemühungen ist auch in den letzten zwanzig Jahren eine Einigung inbetreff des tubo-tympanalen Raumes nicht erzielt, und nur inbetreff des äusseren Gehörganges dürfte feststehen, dass derselbe zwar von einer Stelle der ersten äusseren Kiemenfurche aus sich bildet, aber dadurch, dass die Wandungen derselben nach aussen vorwachsen. Er ist also eine sekundäre Bildung.

Der tubo-tympanale Raum wird von Koelliker (79 und 84), Tuttle (83/84), C. K. Hoffmann (84), Piersol (88), Dreyfuss (83), Siebenmann (94 und 99), Broman (99) auf die erste Schlundtasche zurückgeführt, wenn auch nicht einfach als eine Umwandlung derselben angesehen; Gradenigo (87) und Kastschenko (87) betrachten ihn dagegen als Umbildungs-Produkt eines besonderen Seitenteiles der embryonalen Schlundhöhle. — Einige dieser Anschauungen seien noch etwas ausführlicher wiedergegeben.

Zunächst herrscht wohl darüber Gewissheit, dass auch bei den Säugern die erste Schlundtasche mit ihrer hinteren Spitze das Ektoderm erreicht und sich mit diesem zu einer Verschlussplatte verlötet. Ein Durchbruch findet dagegen nicht statt. Kastschenko giebt für das Schwein genau die Stelle der äusseren Kiemenfurche an, an der diese Berührung erfolgt. Es ist dies das „obere Ohrgrübchen“, zu dem sich die erste Kiemenfurche an ihrem dorsalen Ende verbreitert (Fig. 21). Dieser Zustand ist aber nur ein vorübergehender, und im Laufe der weiteren Entwickelung zieht sich der vorher dem Ektoderm anliegende Teil der ersten Schlundtasche zurück, und zwischen ihm und dem Ektoderm kommen nun die Mesodermmassen des ersten und zweiten Visceralbogens zur Vereinigung. Das obere Ohrgrübchen verflacht und verschwindet alsdann, nach Kastschenko, vollständig, während zwei andere, das mittlere und das untere Ohrgrübchen, die sich ebenfalls im Verlaufe der ersten Kiemenfurche finden, erhalten bleiben und in verschiedener Weise umgestaltet werden. Dies wird bedingt dadurch, dass die Wülste, die vor und hinter der ersten Kiemenfurche sich aus dem ersten und zweiten Visceralbogen bilden, auswachsen und den äusseren Gehörgang sowie Teile der Ohrmuschel entstehen lassen. Das mittlere Ohrgrübchen gelangt dabei in oberflächliche Lage und bildet eine Grube der Ohrmuschel, auf deren Bildung ich hier nicht weiter eingehe;

---

[1]) Leider war es mir nicht möglich, die erste grössere Arbeit von Hunt zu erlangen.

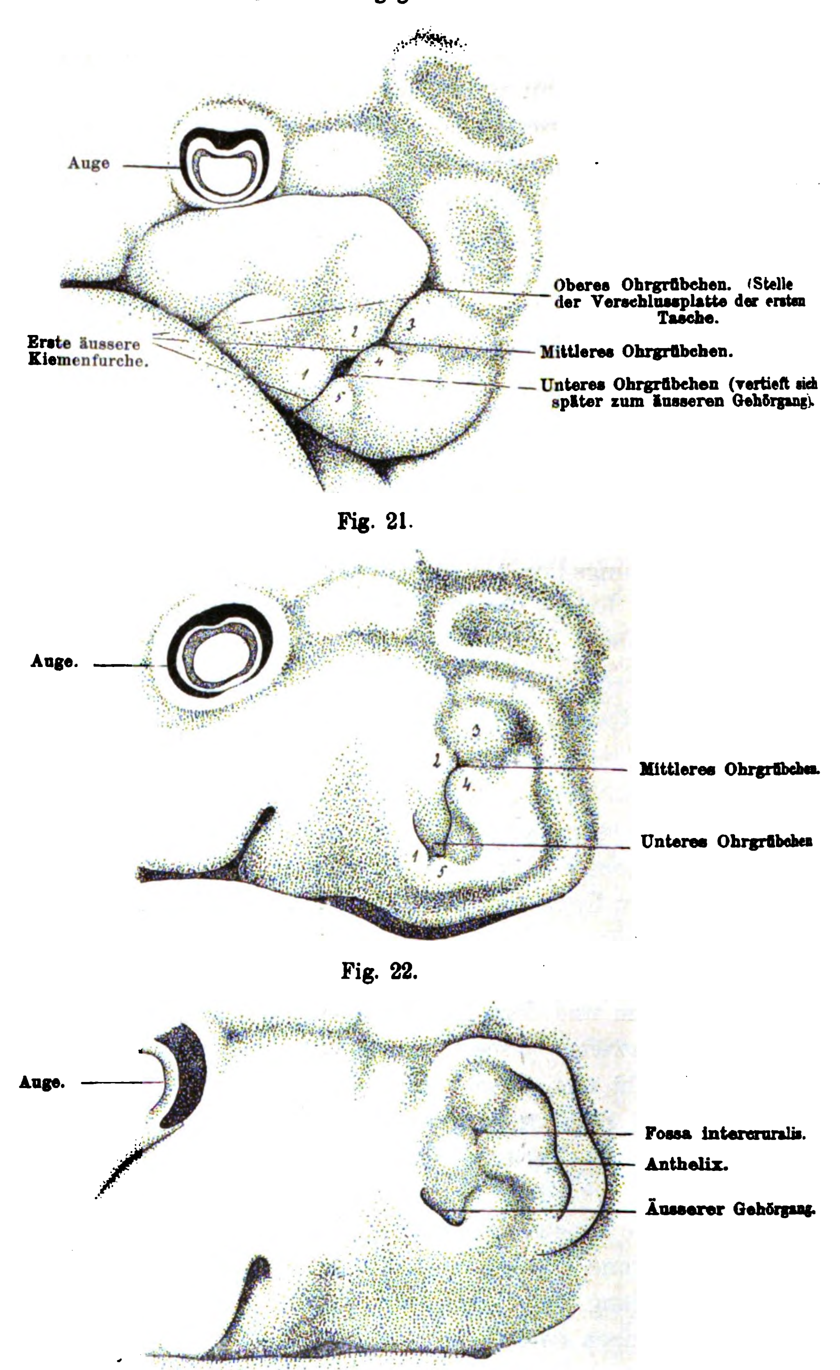


Fig. 21.

Fig. 22.

Fig. 23.

Fig. 21—23. Ohrgegend von drei Schweine-Embryonen von 12 mm (Fig. 21), 14 mm (Fig. 22) und 15 mm (Fig. 23) Nackensteisslänge. Nach Kastschenko. (87. Taf. II. Fig. 10, 11, 12) 1, 2, 3, 4, 5 Ohrmuschelhöcker.

das untere Grübchen aber vertieft sich durch Auswachsen der Umgebung zum äusseren Gehörgang, dessen nach vorn gerichtete innere Spitze somit einen wirklichen Rest der ersten Kiemenfurche darstellt (Figg. 22, 23).

An der Bildung der Paukenhöhle hat nach Kastschenko die erste Schlundtasche keinen Anteil. Es ist vielmehr schon frühzeitig eine primäre Paukenhöhle als seitliche Ausbuchtung des Schlundes zu konstatieren, die vorn durch die hintere Fläche des ersten, hinten durch die vordere Fläche des dritten und aussen durch die innere Fläche des zweiten Schlundbogens begrenzt wird. Gegen die gemeinsame Schlundhöhle ist sie ohne scharfe Begrenzung. In ihren äusseren (vorderen und hinteren) Ecken befinden sich die erste und die zweite Schlundtasche. Aus dieser primären Paukenhöhle geht nun nach Kastschenko die Tuba auditiva und die sekundäre (definitive) Paukenhöhle hervor, indem der ursprünglich einheitliche Raum durch Hineinwachsen des knorpeligen Labyrinthes in einen inneren und einen äusseren Abschnitt zerlegt wird. Der innere Abschnitt (die Tuba) ist anfangs ganz kurz und wird erst allmählich verlängert. In der oberen vorderen Ecke der sekundären Paukenhöhle findet man noch eine Zeit lang den unveränderten Rest der ersten Schlundtasche. „Mit dem fortwährenden Wachstum der umgebenden Teile wird dieselbe relativ ausserordentlich klein und kann nicht mehr unterschieden werden.“

Ganz anders lautet die Darstellung, die Piersol (88) von den Verhältnissen beim Kaninchen an der Hand von Platten-Modellen giebt. Nach Piersol bildet für die Entstehung des tubo-tympanalen Raumes gerade die erste Visceraltasche den Ausgang. Anfangs mündet dieselbe vermittelst einer in dorso-ventraler Richtung ausgedehnten schlitzförmigen Öffnung in die Rachenhöhle und lässt einen breiten ventralen flügelförmigen Abschnitt und eine langausgezogene dorsale Spitze unterscheiden. Der ventrale Flügel verstreicht allmählich; der dorsale Abschnitt der Tasche bildet sich unter mannigfachen Formveränderungen um zu dem Hauptteil eines Raumes (des pharyngo-tympanalen Raumes), an dessen Zusammensetzung sich ausserdem noch beteiligen: eine Rachenrinne, die an der Decke der Rachenhöhle von der Spitze der ersten Visceraltasche aus medialwärts zieht und eine seitliche Schlunderweiterung, die unter Mitbeteiligung der zweiten Visceraltasche zustande kommt: sie nimmt beim Verstreichen dieser Tasche deren dorsalen Abschnitt auf. Der so gebildete pharyngo-tympanale Raum bedeutet aber auch wieder nur eine Durchgangsstation in der Ausgestaltung des definitiven Raumsystems. Erst ein sekundärer Auswuchs von ihm, und zwar hauptsächlich von dem der ersten Schlundtasche entsprechenden Abschnitt, bildet die Anlage der späteren Paukenhöhle,

während die Tuba auditiva dadurch entsteht, dass, nach Verstreichen der Rachenrinne, der übrige pharyngo tympanale Raum (bestehend aus erster Schlundtasche und Schlunderweiterung) stark eingeengt wird.

Das Resultat schliesslich, zu dem Siebenmann (94) in betreff der menschlichen Paukenhöhle gelangt ist, spricht ebenfalls für eine Beteiligung der ersten Schlundspalte. Die Paukenhöhle entwickelt sich als ein spaltförmiger Raum aus der ersten Schlundtasche. „Ihr Längenwachstum entspricht der allmählichen Dickenzunahme der seitlichen Schlundwand und vollzieht sich hauptsächlich an ihrem medialen vorderen Ende, während die Spitze bis zum Ende der fünften Woche direkt unter der Gesichtsoberfläche liegen bleibt. Bis zur sechsten Woche repräsentiert die Tasche nichts weiter als die Paukenhöhle. Erst von diesem Zeitpunkt an beginnt auch die Tube sich zu apponieren, deren Wände, wie weitere Untersuchungen mir zeigen, auch durch entsprechende Dickenzunahme der seitlichen Schlundwand entstehen und allmählich sich verlängern. Die bei Tieren gemachte Beobachtung, dass die Tube durch Verengerung der seitlichen Rachenpartie (Kastschenko) oder durch Verengerung des unteren Teiles der primären (ersten) Schlundtasche (Piersol) sich bildet, trifft sonach für den Menschen nicht zu."

Vergleicht man diese verschiedenen Ergebnisse, so wird man in der That, wie Siebenmann es hier andeutet, eine Verschiedenheit der Bildung je nach den einzelnen Species für sehr wahrscheinlich halten müssen. Aber diese Verschiedenheiten werden bei näherem Zusehen sich doch wohl als nicht so prinzipiell herausstellen, wie es vielleicht scheinen könnte. Nachdem die Beteiligung der ersten Schlundtasche an der Bildung des tubotympanalen Raumes bei einer Anzahl von Formen zweifellos nachgewiesen ist, wird man, um diese Beteiligung in anderen Fällen ganz auszuschliessen, den Nachweis verlangen müssen, dass hier das Material, aus dem die erste Schlundtasche bestand, entweder ganz zu Grunde geht oder für eine andere Partie der Rachenwand aufgebraucht wird. Von Erscheinungen, die auf den ersteren Vorgang hindeuteten, ist bisher nichts bekannt geworden, und die zweite Alternative mag für den ventralen Abschnitt der ersten Schlundtasche gelten, ist aber für den dorsalen Abschnitt derselben kaum denkbar, da ja auch nach Kastschenko noch an der sekundären Paukenhöhle ein Rest der ersten Schlundtasche ansitzt, und diese von vornherein schon im Gebiet der primären Paukenhöhle lag. Es ist also doch wahrscheinlich, dass auch hier die erste Schlundtasche zur Bildung der Paukenhöhle beiträgt, sei es schon der primären oder erst der sekundären.

Dass ausser der ersten Schlundtasche auch noch eine angrenzende

Partie der Schlundwand zur Bildung des tubo-tympanalen Raumes verwendet wird, darf auch als sicher gelten. Ja, auch ein Teil der zweiten Schlundtasche scheint sich beteiligen zu können. Späteren Untersuchern bleiben aber immer noch mehrere Punkte zu klären, vor allem: die Umbildungen der Räume in Beziehung zu bringen zu dem Wachstum der Umgebung, und das Verhältnis von Neubildung einerseits und Umformung des bereits vorhandenen Materials andererseits festzustellen. Alsdann wird sich erst ein Urteil über die bestehenden Differenzen gewinnen lassen.

Was die weitere Ausbildung der Paukenhöhle anlangt, so ist diese schon 1879 von Koelliker ausführlich dargestellt worden (für den Menschen). Aus dieser Schilderung hebe ich hervor, dass die zur Trommelhöhle bestimmte Ausstülpung, — die Koelliker ebenso wie Piersol beschrieben hatte — sich nach und nach vergrössert und zu einem seitlich plattgedrückten Hohlraum gestaltet, dessen Lumen aber bald ganz oder fast ganz verschwindet. Grund für diese Erscheinung ist die Ausbildung eines submukösen gallertigen Bindegewebes, das sich aussen von der Labyrinthkapsel im ganzen Bereich der späteren Paukenhöhle ausdehnt und auch die Gehörknöchelchen umhüllt. Schon Günther (42) macht Andeutungen darüber, aber erst v. Tröltsch hat es beim menschlichen Fötus genau beschrieben und vorzüglich seine Lage festgestellt. Es wird vom Epithel der Paukenhöhle überzogen. Die Verkleinerung dieses Gewebes wird nach v. Tröltsch (81) schon vor der Geburt eingeleitet und nach der Geburt fortgesetzt, sodass dann die Paukenhöhle sich ausweitet und der eingeatmeten Luft den Eintritt gestattet. Dadurch kommen auch die Gehörknöchelchen, die vorher in dem dicken Gewebe lagen, scheinbar in die Paukenhöhle zu liegen: die nunmehr dünne Schleimhaut legt sich dicht an sie an. Ein genaues Eingehen auf diese Vorgänge liegt aber den Zwecken dieses Referates fern. Ich beschränke mich daher noch auf eine kurze Berührung der Trommelfell-Bildung und kann im übrigen auf v. Tröltsch (81) und Siebenmann (99) verweisen.

Aus den oben mitgeteilten Befunden von Kastschenko über die Bildung des äusseren Gehörganges geht unzweifelhaft hervor, dass die Stelle des Trommelfells nicht, wie man früher meinte, der ursprünglichen Verschlussplatte, der ersten Visceraltasche (= dem Grund des oberen Ohrgrübchens) entspricht. Nach Kastschenko wird zum Trommelfell vielmehr der anfangs ganz oberflächlich gelegene und von aussen sichtbare Boden des unteren Ohrgrübchens, bis zu dem die entodermale Schlundtasche nicht reichte, also ein Bezirk, der von vornherein aus allen drei Keimblättern bestand. Durch Auswachsen der Umgebung wird er in die Tiefe versenkt.

Die Frage, wie viel von dem späteren Trommelfell dem ersten und zweiten Visceralbogen, zwischen denen das untere Ohrgrübchen anfangs liegt, zuzuschreiben ist, beantwortet Kastschenko dahin, dass wenigstens der grösste Teil des Trommelfells aus dem vorderen Teil des zweiten Visceralbogens gebildet wird. Dazu wäre zu bemerken, dass das den Hammer-Handgriff einschliessende Stück doch wohl dem ersten Visceralbogen angehören dürfte.

Die Vorgänge, die zur definitiven Ausbildung des Trommelfells führen, sollten auch wohl einmal mit Hülfe von Modellen genau zur Anschauung gebracht werden. Aus den bisherigen Angaben ist es schwer, sich eine solche zu verschaffen. Immerhin lassen sich einige Punkte klarer erkennen, die ich, im Anschluss an die Schilderung von Dreyfuss (93), hier noch kurz zur Sprache bringen möchte. Schon bei einem Kaninchen-Embryo von 16 Tagen ist ein langgestreckter äusserer Gehörgang vorhanden und damit der Teil der früheren Oberfläche, der zur äusseren Trommelfellfläche werden soll, in die Tiefe versenkt. Offenbar auf ein ungleiches Wachstum ist es zurückzuführen, dass diese spätere laterale Trommelfellfläche nicht mehr lateralwärts, sondern abwärts blickt; sie steht nicht senkrecht, sondern liegt horizontal, in einer Flucht mit der Decke des äusseren Gehörganges. Dieser selbst ist durch gewuchertes Epithel verstopft. Das Trommelfell ist als solches noch nicht vorhanden; es stellt eine dicke horizontal gelagerte Platte von indifferentem Gewebe dar, in die das, jetzt im Blastem-Stadium befindliche Manubrium mallei eingebettet ist (das demnach auch eine horizontale Richtung besitzt) und die bis an den tubo tympanalen Raum reicht. Diese Masse muss nun allmählich auch gegen die Umgebung (nach aussen, vorn, innen, hinten) abgegrenzt werden. Es geschieht das unter Bildung der Membrana propria des Trommelfelles und des Annulus tympanicus (des Os tympanicum) Während das Manubrium mallei vorknorpelig und dann knorpelig wird und sich mit der ganzen Platte, in der es liegt, aufrichtet, hellen sich die Zellschichten in seiner Umgebung auf und ordnen sich in bestimmter Weise an. Es legt sich nämlich vor dem Manubrium der untere vordere Quadrant des Annulus tympanicus bindegewebig an und von ihm ziehen jetzt die Zellreihen zum oberen Ende des Manubrium d. h. dem späteren Processus brevis. Damit ist die Anlage des vorderen Teiles der Membrana propria des Trommelfells gegeben, die somit von vornherein in einer gewissen Beziehung steht zu dem Annulus tympanicus. Im Laufe der weiteren Entwickelung schreitet die Bildung des Annulus einmal nach oben, gegen die Anlage des Squamosum hin, und ferner nach hinten und dann ebenfalls aufwärts, vor. Gleichen Schritt damit hält die Anlage der Membrana propria, d. h. die

geordnete radiäre Gruppierung der Zellen, die vom Proc. brevis mallei ausgeht, während an der Innenfläche des Manubriums das Schleimgewebe resorbiert wird. Da der Annulus an seinem oberen Umfang eine Lücke besitzt, so kommt hier auch eine Membrana propria nicht zustande, und es entsteht ein grosser Raum zwischen Hammerhals einerseits und dem Epithel des äusseren Gehörganges andererseits, der von embryonalem Schleimgewebe ausgefüllt ist. Diese Stelle entspricht der späteren Membrana flaccida Shrapnelli resp. der Incisura Rivini. — Dreyfuss hat auch genau das Verhalten des Manubrium zu der Membrana propria studiert und gefunden, dass das Manubrium aussen von der genannten Membran, zwischen diese und das subkutane Gewebe des äusseren Gehörganges zu liegen kommt. Die Verknöcherung des bindegewebig präformierten Annulus tympanicus beginnt ebenfalls in der vorderen Hälfte und schreitet von hier aus vor. Dies wird besonders noch von Broman hervorgehoben und gegenüber älteren Angaben betont, nach denen drei Knochenpunkte vorhanden sein sollten. Bei der Entwickelung des Tympanicum hat keiner der neueren Untersucher eine Spur von Knorpel bemerkt; das Tympanicum entsteht durchaus als „Deckknochen".

2. Die Gehörknöchelchen.

Wenn man von einigen älteren Angaben absieht (Cassebohm 1734), so kann man das Jahr 1820 als das bezeichnen, in dem für eine wissenschaftliche Behandlung der Entwickelungsgeschichte der Gehörknöchelchen beim Menschen der Grund gelegt wurde. Es geschah dies durch J. Fr. Meckel. Eine Anzahl wichtiger Punkte wurde durch Meckel bereits festgestellt: die Frühzeitigkeit ihrer Entstehung, die rasche Ausbildung zur definitiven Grösse, die merkwürdigen Form-Veränderungen, die sie, besonders der Hammer, erleiden, und vor allem der Zusammenhang des Hammers mit dem in den Unterkiefer dringenden Knorpel. Schon in der historischen Einleitung wurde dieses „Meckelschen Knorpels" und der Bedeutung, die er erlangt hat, gedacht.

Meckels Schilderung blieb in den nächsten Jahren massgebend und ward vielfach citiert (Burdachs Physiologie [28]; E. H. Weber [34]). Der Meckelsche Knorpel wurde verschiedentlich bestätigt (Huschke [25]), in Frankreich ward er 1827 durch Serres selbständig entdeckt.

Erst 12 Jahre nach Meckel macht Rathke (32) einige auf eigener Forschung beruhende Angaben über die Entwickelung der Gehörknöchelchen beim Schaf. Danach wird die gemeinsame Anlage von Hammer und Amboss gebildet durch eine an der inneren Fläche des Trommelfelles gelegene kleine Warze, aus der nach vorn hin der Meckelsche Knorpel

hervorwächst. Der Stapes dagegen geht aus einer Warze hervor, die dem Anschein nach „ein Auswuchs aus der äusseren Seite des Labyrinthes (also ursprünglich ein Teil der Hirnschale selbst)" ist, „und löst sich nur allmählich, wie das Operculum auf dem eirunden Fenster der Frösche, von dem Labyrinthe ab". Der gleichen Vorstellung in Bezug auf einen ungleichartigen Ursprung der Gehörknöchelchen schliesst sich Valentin (35) an, indem er den Stapes als labyrinthäres Element den beiden anderen Knochen gegenüberstellt, die am Übergange zweier gürtelartiger Streifen in einander entstehen, eines oberen, durch Meckelschen Knorpel und Hammer gebildeten, und eines unteren, durch Zungenbein, Processus styloideus und Amboss hergestellten. Hammer und Amboss vermitteln die Verbindung beider Streifen. Mit diesen Angaben bestätigte Valentin zugleich (für Schaf und Mensch) eine Behauptung Huschkes ([33] für Schaf-Embryonen), dass in bestimmter Embryonalzeit der Amboss mit dem Processus styloideus in ähnlicher Weise verbunden sei, wie der Hammer mit dem Meckelschen Knorpel. 1837 begründete dann Reichert seine Anschauung, nach der Hammer und Amboss dem ersten, der Stapes dem zweiten Visceralbogen entstammen, und der zweite Visceralbogen auch noch dem Processus styloideus, dem Ligamentum stylohyoideum und dem kleinen Zungenbeinhorn den Ursprung gebe. Eine Beteiligung der Labyrinthkapsel an der Bildung eines Gehörknöchelchens schliesst Reichert somit aus. In einem Punkte seiner speziellen Schilderung stellte sich Reichert in einen Gegensatz zu früheren Angaben: in Bezug auf die Natur des sogen. Processus anterior (Proc. Folii) des Hammers. Dieser war von Meckel seinerzeit scharf von dem „Meckelschen Knorpel" getrennt worden, und auch E. H. Weber (34) und Valentin (35) hatten sich der Schilderung Meckels angeschlossen, dass der Proc. anterior unter dem Meckelschen Knorpel liege und nichts mit diesem zu thun habe. Dagegen behauptete nun Reichert, dass der genannte Fortsatz aus der Verknöcherung des Anfangsstückes des Meckelschen Knorpels hervorgehe. —

Angenommen wurde Reicherts Darstellung in den nächsten 30 Jahren durch Rathke (39 u. 61), Bischoff (42), Bruch (52; 63—67), Huxley (58, 64, 67), Koelliker (44 u. 61). Dagegen erklärte Günther (42), dass auch der Stapes, wie die beiden anderen Knochen, dem ersten Visceralbogen entstamme und als Fortsatz des Amboss entstehe, während Magitot und Robin (62) nur den Hammer in genetische Verbindung mit dem Meckelschen Knorpel bringen, dem Amboss und Stapes aber eine gewisse Selbständigkeit zuschreiben.

Die wichtigste Abweichung von dem Reichertschen Schema be-

gründete aber 1869 Huxley, indem er sich auf Grund vergleichender Erwägungen für die Herkunft des Amboss vom Zungenbeinbogen aussprach. Semmer vermochte diese (72) freilich nicht zu bestätigen und kam in Bezug auf Hammer und Amboss zur Reichertschen Darstellung zurück, dagegen äusserte er in betreff des Stapes eine Unsicherheit, die in Befunden bei Amphibien, wo sich das Operculum als labyrinthäres Element erwiesen hatte, ihren Grund fand. Parkers Arbeit von 1874 über den Schweineschädel ist wohl ebenfalls durch letzteres Moment beeinflusst worden, zugleich aber brachte sie die ontogenetische Begründung für Huxleys Amboss-Hypothese: nach Parkers damaliger Schilderung entsteht beim Schwein der Stapes aus der Labyrinthkapsel, der Amboss aus dem zweiten und nur der Hammer aus dem ersten Visceralbogen. Ebenso lautet die Schilderung in der Morphology of the skull 1877 und in Balfours Entwickelungsgeschichte (81). Die gleiche Anschauung von dem labyrinthären Ursprung des Stapes kommt auch bei J. Gruber (77) zum Ausdruck, ja Gruber ging bald noch weiter und erklärte schliesslich, dass nicht allein der Stapes sich aus der bereits knorpeligen Labyrinthkapsel herausschäle, sondern dass auch „Hammer und Amboss gerade so wie der Steigbügel nicht aus den Visceralbögen, sondern aus dem Kopfwirbel und zwar aus derselben Bildungsmasse, aus welcher sich die Labyrinthkapsel entwickelt", gebildet werden. Diesen Angaben widersprechen durchaus die Befunde, zu denen Koelliker gelangte (79). Koelliker bestätigt vor allem für den Hammer und Amboss wieder die Richtigkeit der Reichertschen Lehre (Abstammung aus dem ersten Visceralbogen), und bestreitet jedenfalls, jemals ein Stadium gefunden zu haben, in dem, wie Gruber angab, Stapes und Ohrkapsel noch ungetrennt, kontinuierlich knorpelig zusammenhängen. Allerdings will er sich über die Herkunft des Stapes doch nicht ganz sicher aussprechen. Koelliker und mit ihm Baumüller brachten auch wieder die alte Meckelsche, seit Reichert verlassene Angabe zu Ehren, dass der Processus anterior des Hammers nicht aus einer Verknöcherung des Meckelschen Knorpels hervorgehe, sondern ein selbständiger Deckknochen sei. Auch in Salenskys Arbeit (80) betrifft der hauptsächlichste Befund (an Schweine- und Schaf-Embryonen) die formale Ausbildung eines Gehörknöchelchens, nämlich des Stapes. Während alle früheren Autoren dem Stapes bei seiner Entstehung den Charakter einer soliden undurchbohrten Platte zuschrieben, aus der später erst durch centrale Resorption der Ring entstehen solle, findet Salensky die Anlage des Stapes um eine Arterie, die er als Ast der A. carotis interna schildert und A. mandibularis nennt. Danach ist also der Stapes schon bei seinem ersten Auftreten eine durchlöcherte Platte

und bleibt es auch nach dem Zugrundegehen der Arterie. Salensky findet in dieser embryonalen Arterie die Erklärung für die Beobachtung, dass bei manchen Tieren zeitlebens eine Arterie den Stapes durchbohrt. Im übrigen konnte er über die Herkunft des Stapes-Blastemes zu keinem bestimmten Resultate kommen, erhebt dagegen entschiedene Opposition gegen die Huxley-Parkersche Ambosslehre, indem er nur den ersten Schlundbogen bei der Bildung von Hammer und Amboss beteiligt sein lässt.

Die Angaben Salenskys wurden durch Fraser (82) korrigiert, der nachwies, dass Salensky die Vena jugularis für die A. carotis interna gehalten habe, zugleich aber zeigte, dass das den Stapes perforierende Gefäss eine ganz andere Richtung besitze, als Salensky ihm zugeschrieben, und thatsächlich der A. carotis interna entstamme. Fraser nannte es A. stapedialis, im Anschluss an Hyrtls Bezeichnung (s. oben) und wies auf die alten Arbeiten von Otto und Hyrtl über die bleibende A. stapedialis der Säuger hin.

Durch Fraser erfuhr auch die Huxley-Parkersche Lehre vom hyoidalen Ursprung des Ambosses noch einmal eine Vertretung (für Schwein, Hund, Schaf, Kaninchen, Ratte, Mensch); in Bezug auf den Stapes kommt Fraser zu keiner bestimmten Entscheidung, ob labyrinthär oder hyal.

Es ist dies wohl die letzte selbständige Arbeit, in der die Abkunft des Incus vom Zungenbeinbogen behauptet wird; 1885 liess Parker selbst diese Anschauung fallen und kehrte ganz zur Reichertschen Lehre zurück (Hammer und Amboss entstammen dem ersten, der Stapes dem zweiten Bogen).

Seitdem ist von fast allen Untersuchern der Entwickelungsgeschichte der Gehörknöchelchen für Hammer und Amboss die Herkunft aus dem ersten Visceralbogen bestätigt worden. Ich nenne hier: Rabl (87), Gradenigo (87), Baumgarten (92), Dreyfuss (93), Zondek (95), und endlich Broman (98, 99). Von diesen haben Gradenigo an Embryonen von Katze, Kaninchen, Schwein, Hund, Maus, Mensch, Dreyfuss an solchen von Meerschweinchen, Kaninchen, Schaf, Mensch, Baumgarten, Zondek und Broman an menschlichen Embryonen gearbeitet.

Nicht so übereinstimmend sind die Resultate, zu denen die Forschungen über den Steigbügel geführt haben. Nach Salensky und Fraser, die zu keinem bestimmten Resultat darüber gelangen konnten, hat Rabl 1887 die Frage eingehend erörtert, den Zusammenhang der Stapesanlage mit dem Reichertschen Knorpel im chondroblastematösen Stadium festgestellt, und nicht nur auf Grund dieses Momentes, sondern auch durch Betonung der Nervenverteilung (der Stapedius gehört dem Facialisgebiet, also dem

Zungenbeinbogen an!) die Zugehörigkeit des Stapes zum Zungenbeinbogen mit Nachdruck vertreten.

In demselben Jahre 1887 kam aber zu den bisherigen Anschauungen (der Stapes soll sein: 1. hyaler, 2. labyrinthärer, 3. selbständiger Herkunft) noch eine neue, die zwischen den beiden hauptsächlichsten widerstreitenden Ansichten zu vermitteln suchte: von Noorden und Gradenigo gelangten zu dem Schlusse, dass der Steigbügel doppelten Ursprunges sei: die Fussplatte labyrinthär, ein Teil der Ohrkapsel, die Crura vom zweiten Visceralbogen stammend. (Nach v. Noorden ist der labyrinthäre Anteil etwas grösser, er betrifft noch die Basen der beiden Schenkel).

Diese Anschauung vom doppelten Ursprung des Stapes hatte um so mehr Wahrscheinlichkeit für sich, als dadurch alle bisherigen Angaben, teilweise wenigstens, zu ihrem Rechte kamen und als namentlich in vergleichender Hinsicht sich bei jener Voraussetzung alles leichter zum Ganzen fügte.

Indessen hat diese Ansicht bei weiteren Untersuchungen nicht Stand gehalten. Staderini (91) postulierte wieder für die Anlage des Stapes eine gewisse Selbständigkeit der Entwickelung, und dasselbe geschah 1893 von Dreyfuss, während Baumgarten (92), Jacoby (95), Zondek (95), schliesslich neuerdings Hegetschweiler (98) und Broman (98, 99) den Stapes als ein vom Zungenbeinbogen sich sonderndes Element erklärten, zum Teil mit ganz bestimmter Versicherung, dass der Stapes zwar in sehr enge Beziehungen zu den Blastem der Labyrinthkapsel tritt, dass aber von diesem selbst nichts an der Bildung seiner Fussplatte teilnimmt. Diese Anschauung nimmt auch O. Hertwig neuerdings wieder an.

Noch sei erwähnt, dass, zwar nicht auf Grund ontogenetischer Beobachtungen, sondern veranlasst durch vergleichend-anatomische Spekulationen, auch die Zugehörigkeit der ganzen Kette, Stapes, Incus, Malleus zum Zungenbeinbogen behauptet worden ist (Gadow, Versluys).

Und schliesslich sei noch des Standpunktes gedacht, den Siebenmann einnimmt (94. pag. 363): „Nach der Sachlage, wie sie aus meinen nun beschriebenen Präparaten sich herausstellt, ist es — sowohl was den blastemartigen als was den vorknorpeligen Zustand der menschlichen Gehörknöchelchenkette anbelangt — vernünftiger Weise kaum erlaubt, darüber ernstlich zu streiten, welchem der beiden ersten Kiemenbogenvorknorpel dieses oder jenes der drei Gehörknöckelchen angehöre. Denn alle diese Elemente — Reichertscher und Meckelscher Vorknorpel, Hammer, Amboss und Steigbügel — treten ziemlich gleichzeitig auf, als gesonderte Skelettstücke aber aneinander gereiht zu einer kontinuierlichen hufeisenförmigen Kette, deren beide lange Endglieder allerdings im

ersten und zweiten Kiemenbogen stecken, aber deren Mittelglieder wohl mit mehr Recht selbständig erklärt als dem einen oder anderen Endglied zugeteilt werden können."

Die schönsten Aufklärungen über die Vorgänge bei der Ausbildung der Gehörknöchelchen haben zweifellos die Untersuchungen Bromans für den Menschen erbracht und die Rekonstruktionsmethode, deren sich Broman bediente, hat hier wieder einmal ihre hohe Bedeutung erwiesen. Denn die trefflichen, von Broman hergestellten Modelle gewähren nun eine deutlichere und raschere Anschauung von dem Verhalten der in Betracht kommenden Blastemmassen und ihren Umwandlungen, als es je möglich gewesen wäre, durch das blosse Studium und Beschreiben der einzelnen Schnitte zu erlangen. Mit grosser Umsicht hat Broman auch auf die Nerven und Gefässe geachtet und diese in seinen Modellen mit dargestellt. Dadurch war es ihm möglich, schon bei dem allerersten Auftreten von Gewebsverdichtungen in den Visceralbogen die Partieen zu bestimmen, aus denen späterhin die einzelnen Skeletteile hervorgehen sollen. Er fand dabei, dass, sobald die mesodermalen Gewebsmassen sich in den beiden ersten Visceralbogen verdickt haben, die proximalen Enden der so entstandenen Blastemstreifen in je eine laterale und eine mediale Partie unvollkommen getrennt werden: der Streifen im ersten Bogen durch den N. trigeminus, der im zweiten durch den N. facialis. Nicht minder unvollkommen ist aber auch die Trennung der Blastemmassen des ersten Bogens von denen des zweiten durch die erste Visceraltasche, sodass also thatsächlich die Blastemmassen an ihrem proximalen Ende überall da direkt zusammenhängen, wo nicht Nerven, Gefässe oder die erste Visceraltasche eine Unterbrechung bedingen. Das spätere Schicksal dieser Blastemmassen gestaltet sich nun folgendermassen.

I. Bogen: Aus dem proximalen Abschnitt des lateralen Blastems geht der Amboss hervor; die mehr distale Partie wird grösstenteils zur Bildung des äusseren Ohres verwendet. Der proximale Abschnitt des medialen Blastems kommt nicht zur Entwickelung (wegen des Verlaufes der V. jugularis primitiva), der distale Teil bildet den Hammer und Meckelschen Knorpel.

II. Bogen: Der proximale Teil des lateralen Blastems wird zu dem sogenannten Intercalare (Dreyfuss) oder Laterohyale (Broman), das später mit der Labyrinthkapsel verschmilzt, der distale Teil wird, wie der entsprechende Teil des ersten Bogens, zur Bildung des äusseren Ohres verwendet. Aus dem medialen Blastem gehen hervor: der Annulus stapedialis und der Reichertsche Knorpel, beide untereinander verbunden durch eine Brücke, die Broman als Interhyale bezeichnet.

Eine wichtige Beobachtung allgemeiner Natur, die Broman bei der Verfolgung des weiteren Schicksals dieser Blastemmassen gemacht hat, ist die, dass Skeletteile verschiedenen Ursprungs auch je ihren eigenen Vorknorpelkern besitzen. An der Stelle, wo zwei solcher Kerne aneinanderstossen, persistiert, wenigstens eine Zeit lang, eine Blastemscheibe („Zwischen-

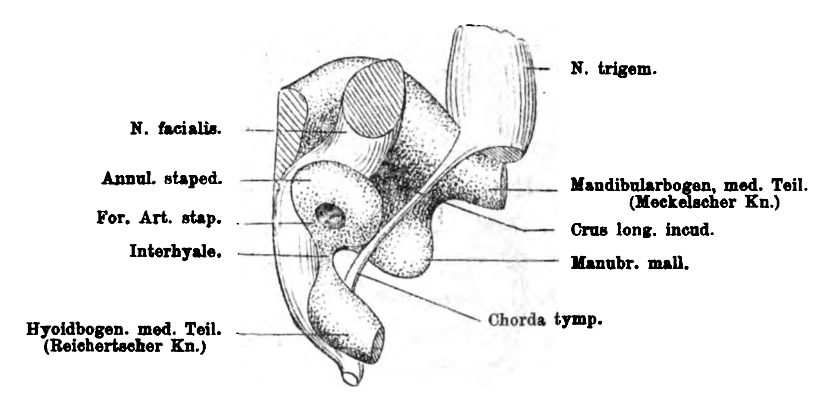


Fig. 24.

Rekonstruktionsmodell der proximalen Partieen der beiden ersten Visceralbogen eines menschlichen Embryo von 16 mm Nackensteisslänge. Linke Seite, von innen gesehen.

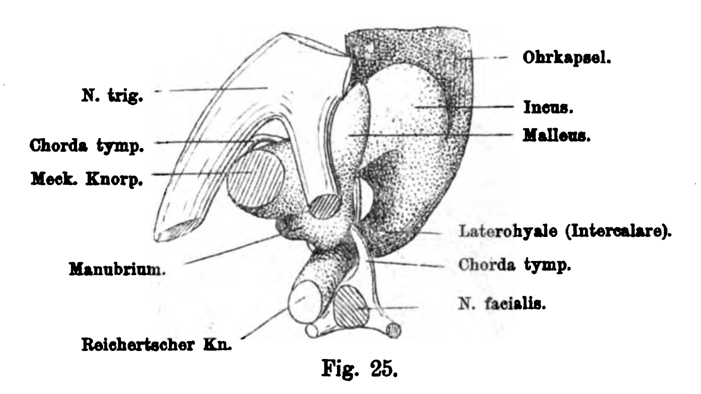


Fig. 25.

Dasselbe eines menschlichen Embryo von 20,6 mm Nackensteisslänge. Linke Seite, von vorn gesehen.

scheibe“). — Aus der Entwickelung des Amboss (proximaler Teil des lateralen Blastemes vom I. Bogen) hebe ich hervor: der schon von vornherein vorhandene Verbindungszweig mit der Stapes-Anlage (Fig. 24) wächst zum Crus longum aus, und aus der anfangs bestehenden Zwischenscheibe bildet sich dann das Gelenk. Noch im blastematösen Stadium fliesst die Anlage des Amboss mit der Labyrinthkapsel zusammen und wird von dieser erst bei Eintritt des Vorknorpelstadiums wieder deutlich abge-

grenzt. Die hintere Partie bildet alsdann das Crus breve. Schon im Vorknorpelstadium (der Amboss besitzt seinen eigenen Vorknorpelkern) hat der Amboss im grossen und ganzen seine definitive Form erreicht. Nur

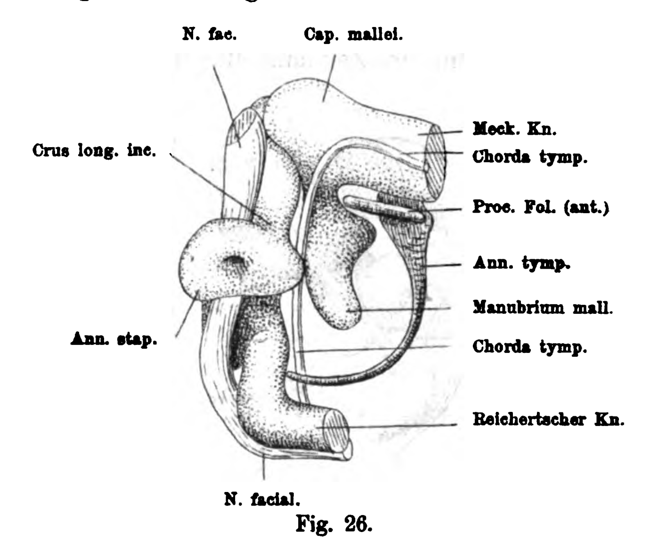


Fig. 26.

Dasselbe, eines menschlichen Embryo von 55 mm Scheitelsteisslänge. Linke Seite, von innen gesehen.

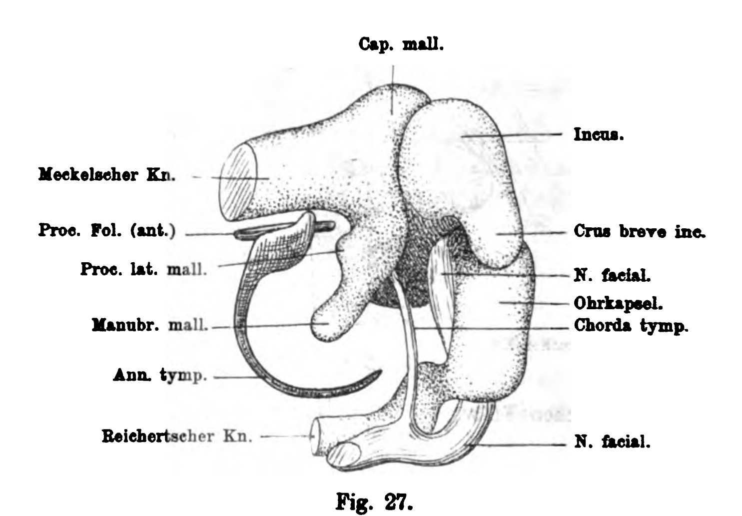


Fig. 27.

Dasselbe Modell wie Fig. 26, von aussen gesehen.

der knopfförmige Processus lenticularis bildet sich erst, nachdem ein Teil des langen Schenkels schon ossifiziert ist. Die Ossifikation, die etwas früher beginnt als im Steigbügel, geht von einem einzigen Punkte im oberen Teil des langen Schenkels aus (Fig. 28) und schreitet von hier

aus allmählich weiter. Zuletzt ossifiziert der Processus lenticularis; er hat kein besonderes Ossifikationscentrum und kann somit nicht einmal mit einer Epiphyse gleichgestellt werden. —

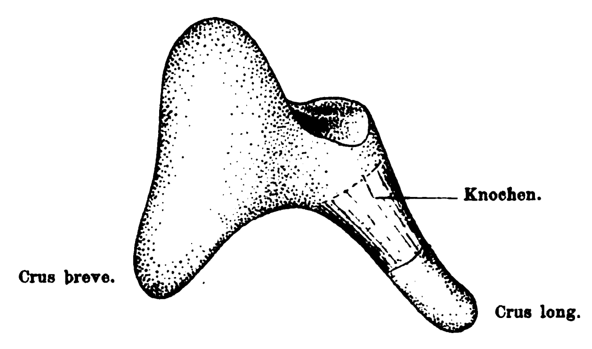


Fig. 28.

Rechter Ambos eines Embryo von 190 mm Totallänge.

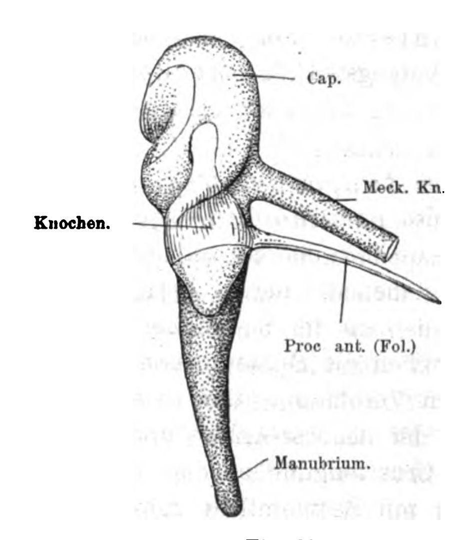


Fig. 29.

Hammer eines Embryo von 190 mm Totallänge.

Der Hammer, der seine Entstehung dem medialen Abschnitt des mandibularen Blastemes verdankt, hat anfangs mit dem späteren zierlichen Knöchelchen sehr wenig Ähnlichkeit. Er besitzt mit dem Meckelschen Knorpel zusammen einen Vorknorpelkern; entsprechend dem oben erwähnten allgemeinen Gesetz, bleibt demnach eine Zeit lang durch eine Blastemscheibe (schon von Dreyfuss sehr genau als „Zwischenscheibe" beschrieben) von dem Amboss getrennt und erst später bildet sich das Gelenk

zwischen beiden aus. Das Manubrium mallei, das nach unten und innen sekundär auswächst, wird schon auf dem Blastem-Stadium vom Crus longum incudis getrennt, wahrscheinlich weil die Chorda tympani den für Hammer und Amboss gemeinsamen Blastemauswuchs sozusagen einschneidet (siehe Fig. 26, 27). Erst später verlängert sich das Manubrium und richtet sich zugleich nach abwärts. Der Processus lateralis wird durch einen kleinen Blastemausläufer gebildet, während die Crista mallei durch Resorption des unmittelbar unter ihr belegenen Knorpels zustande kommt. So erlangt der Hammer denn allmählich seine denifitive Form, abgesehen davon, dass er noch im knorpeligen Zustande kontinuierlich mit dem Meckelschen Knorpel zusammenhängt. Erst wenn die Knochenbildung eintritt, wird er auch von diesem getrennt, der dann allmählich der Resorption anheimfällt. Wie die übrigen Gehörknöchelchen besitzt auch der Hammer nur einen Ossifikationspunkt. Von diesem, der im Collum liegt, schreitet die Ossifikation sowohl nach oben wie nach unten weiter (Fig. 29).

Der Processus anterior (Folii) tritt schon früh als ein Deckknochen unter dem Anfangsteil des Meckelschen Knorpels auf und setzt sich bei der Entstehung des Knochenkernes im Hammer in direkte Verbindung mit diesem.

Das grösste Interesse nehmen aber die Umwandlungen in Anspruch, die die Blastemmassen des Zungenbeinbogens erleiden. Hier haben wir als den wichtigsten Abschnitt den proximalen Abschnitt der medialen Partie, um die Arteria stapedialis herum gelagert: die Anlage des Annulus stapedialis, aus dem der Stapes hervorgehen soll. Wie schon bemerkt, stehen ursprünglich die Blastemmassen des ersten und zweiten Bogens unter einander in Verbindung, und so existiert auch eine primäre Blastembrücke zwischen der Amboss-Anlage und dem Annulus stapedialis — sie wird später zum Crus longum incudis. Trotzdem rechnet Broman den Annulus stapedialis mit Bestimmtheit zum zweiten Bogen, wegen der Lage der Anlage zur ersten Visceraltasche, und der geringen Dicke jener Brücke. Die von Dreyfuss gegen diese Zugehörigkeit früher geltend gemachte konzentrische Schichtung der Stapeszellen um die Arteria stapedialis entsteht erst sekundär und berechtigt somit nicht zu der Annahme, dass der Steigbügelring eine vom zweiten Bogen unabhängige Bildung sei. — Das Gesetz, zu dem Broman in betreff der Vorknorpelkerne gelangt ist, hat auch für die Abschnitte der hyalen Blastemmassen Gültigkeit, insofern, als das aus dem lateralen Abschnitt entstehende Laterohyale seinen eigenen Vorknorpelkern erhält; für das mediale Blastem kommt aber als störend hinzu, dass ein Abschnitt, das sog. Interhyale (Facialismantel früherer Autoren), überhaupt nicht über das Blastem-Stadium hinauskommt. Daher

ist es denn nötig, dass das mediale Blastem des Hyalbogens zwei Vorknorpelkerne erhält: einen für den proximalen Teil, den Annulus stapedialis, und einen zweiten für den grösseren distalen Abschnitt, den Reichertschen Knorpel. Beide Abschnitte werden eben durch das Interhyale anfangs verbunden und sind nach dessen Schwund von einander getrennt. Dagegen bleibt die Verbindung des Steigbügelringes mit der Incus-Anlage als Crus longum bestehen, und zwischen beiden bildet sich erst eine Zwischenscheibe, später ein Gelenk aus. Allmählich rückt nun die ringförmige Stapes-Anlage an die Labyrinthwand heran und senkt sich in dieselbe ein. Bis zur zweiten Hälfte des dritten Embryonalmonats behält sie ihre Ringform bei, dann aber beginnt sie ihre definitive Gestalt anzunehmen, und zugleich erleidet das mitten vor dem Steigbügelring liegende Blastem der Fenestra vestibuli eine fast vollständige Druckatrophie, sodass es nach dieser Zeit

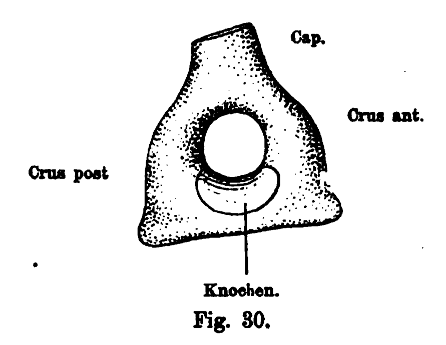


Fig. 30.

Rechter Steigbügel eines Embryo von 210 mm Totallänge.

nur als ein dünnes Perichondrium auf der Steigbügelplatte persistiert. Wie Dreyfuss und Hegetschweiler, so kommt also auch Broman zu dem Schluss, dass der Steigbügel nicht doppelten, sondern nur hyalen Ursprunges ist. Die Ossifikation des Stapes geht von einem einzigen Centrum aus, und dieses liegt in der Regel in der Basis. Von hier aus schreitet die Ossifikation allmählich die Schenkel hinauf bis zum Capitulum.

Die übrigen Teile des hyalen Blastemes machen sehr bemerkenswerte Veränderungen durch. Nachdem, wie erwähnt, das Interhyale verschwunden und damit die Stapes-Anlage von der Anlage des Reichertschen Knorpels getrennt ist, bildet sich die Verbindung des letzteren mit der Anlage des Laterohyale weiter aus. Schon von vornherein bestand ja ein Zusammenhang zwischen dem lateralen und dem medialen Abschnitt des proximalen hyalen Blastemes. Wenn nun in der Anlage des Laterohyale und in der des Reichertschen Knorpels je ein Vorknorpelkern auftritt, bleiben diese beiden Stücke zunächst durch eine Blastemscheibe von

einander getrennt, später jedoch tritt eine kontinuierlich knorplige Verbindung zwischen ihnen ein. Schon vorher hatte sich das proximale Ende des Laterohyale-Blastems an die Labyrinthkapsel angelegt und war mit dieser innig verschmolzen. Das Auftreten des Vorknorpels im Laterohyale lässt auch hier die ursprüngliche Trennung vorübergehend wieder deutlicher werden, indem eine Zwischenscheibe zunächst blastematös bleibt. Schliesslich aber wird durch die Verknorpelung ein kontinuierlich knorpeliger Zusammenhang zwischen der Labyrinthkapsel, dem Laterohyale und dem Reichertschen Knorpel hergestellt.

Diese letzteren Vorgänge sind nun von ausserordentlicher Wichtigkeit. Die Anlage des „Laterohyale" ist bereits von Dreyfuss beschrieben worden, der es, weil es die Labyrinthkapsel mit dem Reichertschen Knorpel verbindet, als „Intercalare" bezeichnete. Dreyfuss war sich aber nicht ganz klar darüber, ob es wirklich vom Zungenbeinbogen herzuleiten sei. Das ist nun durch Broman als erwiesen zu betrachten. Welches ist nun das Schicksal dieses Laterohyale und des sich anschliessenden Reichertschen Knorpels? Schon durch Reichert wissen wir, dass das kleine Zungenbeinhorn, das Ligamentum stylo-hyoideum und der Processus styloideus aus dem Reichertschen Knorpel hervorgehen. Aber Reichert hat auch bereits darauf aufmerksam gemacht, dass ein Teil des „Reichertschen Knorpels" zur Bildung des Facialis-Kanales im Schläfenbein in Beziehung trete. Diese Vorgänge, die zur Bildung des Facialis-Kanales führen, sind zuerst genau von Vrolik verfolgt worden, der an dem genannten Kanal drei Abschnitte unterscheidet. Eine neue genaue Darstellung dieser Verhältnisse findet sich bei Spee (97). Für unsere Zwecke genügt es, noch die Aufmerksamkeit auf ein Moment zu lenken: auf den Verlauf der Chorda tympani zu dem Laterohyale. Wie die Abbildungen lehren, wird das Laterohyale aussen von der Chorda umschlungen, die alsdann zwischen dem Manubrium mallei und dem Crus longum incudis nach vorn verläuft. Die Chorda läuft also anfangs ganz oberflächlich aussen um den Zungenbeinbogen herum, und muss natürlich diese relative Lage zum Zungenbeinbogen auch beibehalten, wenn durch die weiteren Ossifikationsvorgänge der Canalis facialis und der Chorda-Kanal, der sich von ihm abzweigt, gebildet wird (s. hierüber die Darstellung bei Spee). Dieser Verlauf der Chorda zum Zungenbeinbogen wird für die vergleichende Betrachtung von ausschlaggebender Bedeutung werden.

Ein Kontroverspunkt zwischen Dreyfuss, dessen wertvolle Darstellung in den meisten wesentlichen Punkten sich mit der Bromans deckt (abgesehen von der Auffassung des Stapes), ist die Frage, wo die obere Grenze des späteren Processus styloideus zu suchen. Politzer

hat (75) darauf hingewiesen, dass noch am erwachsenen Schläfenbein des Menschen der Processus styloideus an der hinteren Trommelhöhlenwand bis nahe unter die Eminentia stapedii zu verfolgen ist, wo sein oberes Ende eine verschieden stark entwickelte knöcherne Erhabenheit bildet. Broman erkennt diesen kolbigen Endkopf des Proc. styloideus in der Anschwellung des Hyoidbogens, gleich unterhalb des Laterohyale, während nach Dreyfuss diese obere Grenze höher oben liegt, innerhalb des Fortsatzes der Labyrinthkapsel, mit dem der Reichertsche Knorpel verschmolz.

So ergiebt also die Bromansche Untersuchung hinsichtlich der Zugehörigkeit der drei Gehörknöchelchen eine prinzipielle Bestätigung der ursprünglichen Reichertschen Ansicht: Amboss und Hammer gehören dem ersten, der Stapes dem zweiten Visceralbogen, und nur diesem, an. Eine Beteiligung der Labyrinthkapsel an der Bildung seiner Fussplatte ist nach Broman auszuschliessen. Eine solche wird auch von Dreyfuss und Hegetschweiler entschieden in Abrede gestellt, wenn auch Dreyfuss gezeigt hat, dass beim Schaf und beim Menschen das Gewebe, das innen von der Fussplatte liegt und dem Labyrinth angehört, gewissermassen einen Anlauf zur Verknorpelung nimmt. Es ist diese Beobachtung insofern von Wert, als man darin einen Nachklang der Vorgänge bei niederen Vertebraten sehen kann, bei denen (wenigstens bei den Amphibien) eine Beteiligung des labyrinthären Blastems an der Bildung der Fussplatte nicht wohl geleugnet werden kann.

Über die Entwickelung eines Stapes columelliformis liegen bisher keine Mitteilungen vor, und es ist daher nicht zu sagen, wie ein solcher Stapes entsteht, und ob seine Bildung bei allen Formen, die ihn besitzen, in gleicher Weise erfolgt. Es wäre denkbar, dass er von vornherein solide angelegt wird, ohne Beziehung zu einer A. stapedialis, aber auch, dass in frühem Embryonalstadium die Arterie und damit die Durchbohrung vorhanden ist, aber wieder verschwindet. Es wäre gar nicht auffallend, wenn sich herausstellte, dass in der That beides (bei den einen Formen dieses, bei den anderen jenes) vorkäme. Danach wäre erst zu entscheiden, welche Formen des Säuger-Stapes mit Recht der Sauropsiden-Columella verglichen werden dürfen.

Muskeln.

Nach Broman wird der M. tensor tympani beim Menschen schon am Ende des zweiten Monats angelegt, und hängt an seinem distalen Ende mit dem M. tensor veli palatini zusammen. Diese Verbindung hört bei einigen Individuen schon am Ende des dritten Monats auf, bei anderen kann sie (Schwalbe) das ganze Leben hindurch dauern. Die Bildung

des knöchernen Kanals pro M. tensore tympani beginnt damit, dass der Muskel zunächst in einer Scheide der Pars membranacea des Tegmen tympani eingeschlossen wird (das Tegmen tympani wird von einer lateralen Pars cartilaginea und einer medialen Pars membranacea gebildet). Später verknöchert das Tegmen; anfangs des siebenten Monats ist dies vollendet, und damit auch der Canalis pro M. tensore tympani gebildet. — Der M. stapedius wird später als der M. tensor tympani angelegt (beim Menschen in der Mitte des dritten Monats). Er entspringt von einem kleinen Knorpelhöcker an der Ohrkapsel, ein Stück unterhalb der Befestigungsstelle des Hyoidbogens und läuft aufwärts und medialwärts, medial vom N. facialis, zum Stapesköpfchen. Nach Killian inseriert der embryonale M. stapedius bei der Katze noch nicht am Stapes selbst, sondern an der Verbindungsbrücke zwischen diesem und dem Zungenbeinbogen[1]). Noch sei der Angabe Rabls gedacht. Rabl sah den M. stapedius zuerst an Schafembryonen von 17 mm, Schweineembryonen von 15 mm Nackensteisslänge und Kaninchenembryonen vom 15. Tage; „er geht gleichfalls aus dem zweiten Kiemenbogen hervor und scheint mit dem M. stylohyoideus und vielleicht auch dem hinteren Biventerbauche ursprünglich zu einer Gruppe gehört zu haben.“ Der Einschluss des Muskels in seine knöcherne Höhle kommt zustande dadurch, dass er erst von einer Bindegewebsplatte umgeben wird, die später verknöchert (Broman, Dreyfuss). An der Bildung der Eminentia pyramidalis hat somit der Reichertsche Knorpel keinen Anteil (entgegen der alten Angabe von Reichert).

Unterkiefer und Kiefergelenk.

Die Entwickelung des Unterkiefers und des Kiefergelenkes in ihren Einzelheiten zu verfolgen, erachte ich nicht mehr als Aufgabe dieses Aufsatzes. Es ist gerade über diesen Gegenstand eine besondere Litteratur entstanden, auf die einzugehen nicht möglich wäre, ohne die prinzipiellen Fragen der Osteogenese zu erörtern. Das aber würde hier zu weit abführen. Von den Autoren der letzten 25 Jahre nenne ich Stieda (75), Brock (76), Koelliker (79), Baumüller (79); bei ihnen ist auch die Litteratur genau zusammengestellt. Für die Beurteilung des uns interessierenden Gegenstandes kommt vor allem die Frage in Betracht, ob an der Bildung des Kiefergelenkes ein Teil des primordialen Knorpelskelettes des ersten Visceralbogens beteiligt ist. Diese Frage aber ist auf Grund der oben genannten Untersuchungen zu verneinen. Die Hauptmasse des Unter-

1) Es wäre daran zu denken, dass vielleicht diesem Umstande das Sesambeinchen in dem M. stapedius seine Entstehung verdankt.



kiefers der Säuger entsteht aus bindegewebiger Grundlage ausserhalb des Meckelschen Knorpels. Von letzterem sind es nur Teile des vorderen Abschnittes, „die hauptsächlich das Wachstum seiner vorderen medialen Fläche fördern und ebenfalls neoplastisch ossifizieren"; am hinteren Abschnitt, vor allem am Gelenkende, kommt es zwar auch interessanterweise zur Ausbildung einer Knorpelsubstanz, die aber nicht auf den Meckelschen Knorpel zu beziehen ist. Letzterer geht in seinem hinteren Abschnitt zu Grunde; nach Angaben von Dreyfuss und Broman nimmt auch an der Bildung des Processus anterior (Folii) der Meckelsche Knorpel keinen Anteil und werden damit, wie an anderer Stelle auseinandergesetzt, frühere Angaben bestätigt, im Gegensatz zu Reicherts Darstellung.

C. Deutung der Teile des schallleitenden Apparates bei Säugern und dem Menschen.

Dass der tubo-tympanale Raum der Säuger unter Beteiligung der ersten Schlundtasche entsteht, ist nach den oben gegebenen Auseinandersetzungen nicht mehr fraglich; im einzelnen brauche ich darauf nicht mehr zurückzukommen.

Über die Deutung der Gehörknöchelchen bei den Säugern sind die Ansichten, wie die historische Einleitung ergab, von jeher sehr auseinander gegangen, indem entweder eine Totalhomologie der ganzen Kette mit der Sauropsiden- und Anuren-Columella, anderseits eine Dyshomologie angenommen wurde. Die Totalhomologie vertraten die meisten Forscher vor Reichert; nach diesem noch Peters, Albrecht, Baur, Dollo, Gadow, Versluys. Eine Dyshomologie finden wir vor Reichert schon von Carus und Meckel ausgesprochen; durch Reichert ward sie in der bekannten Form begründet (Hammer = Articulare, Amboss = Quadratum, Stapes = Columella, das Operculum der Anuren ist ein selbständig labyrinthäres Element). Die weiteren Modifikationen wurden im historischen Teil genau auseinandergesetzt (Huxley, [69]: Hammer = Quadratum, mandibular; Amboss = Suprastapediale der Sauropsiden-Columella, hyal; Stapes = Sauropsiden-Columella exklusive des Insertionsteiles im Trommelfell, also nur = innerer Teil der Sauropsiden-Columella, hyal; Parker [74—85]: Hammer = Quadratum, mandibular; Amboss = der ganzen Sauropsiden-Columella mit Ausnahme ihrer Fussplatte, = der ganzen Anuren-Columella, sowie = dem Stiel der Urodelen-Columella, hyal; Stapes = Fussplatte der Sauropsiden- und Urodelen-Columella, = Operculum der Anuren, labyrinthär). Zur Prüfung all dieser verschiedenartigen Anschauungen sind

wir in einer viel glücklicheren Lage, als bei der Sauropsiden-Columella, da in Bezug auf die Gehörknöchelchen der Säuger ein vortreffliches, ausgedehntes embryologisches Beobachtungsmaterial vorliegt.

Aus diesem geht denn zunächst zur Evidenz hervor, dass Hammer und Amboss dem Kieferbogen angehören, dass der Meckelsche Knorpel nur die Bedeutung eines provisorischen Unterkiefers besitzt und dass der definitive Unterkiefer nichts mit jenem Knorpel zu thun hat. Wir erfahren weiter, und das ist seit Meckel von einer grossen Anzahl von Autoren immer wieder betont worden, dass Hammer und Amboss sehr frühzeitig ihre bleibende Grösse erlangen, sodass sie im Verhältnis zum übrigen Schädel auf jungen Stadien viel grösser sind als später. Damit aber wird die Übereinstimmung des embryonalen Kieferapparates der Säuger mit dem der übrigen Vertebraten zu einer noch frappanteren. Und es liegt nicht der geringste Grund zu der Annahme vor, dass diese Übereinstimmung eine nur zufällige, „sekundäre" ist. Der Übergang des Meckelschen Knorpels in den Hammer, der so gern als sekundär bezeichnet wird, ist im Gegenteil ontogenetisch sehr primär, er ist bereits in der allerersten Anlage vorhanden. Auf Grund dieser Thatsache bleibt für den Amboss gar kein anderes Vergleichsobjekt bei den niederen Vertebraten, als das Quadratum, und ich glaube, dass diese Homologie als eine der gesichertsten Thatsachen der Wirbeltier-Morphologie bezeichnet werden darf. Der Hammer ist dann das Gelenkstück des Meckelschen Knorpels, das bei niederen Vertebraten als Articulare[1]) verknöchert. Auch in der Art, wie sich dieses gegen das Quadratum einerseits und gegen den übrigen Teil des Meckelschen Knorpels andererseits begrenzt, besteht Analogie mit dem Amboss. Hier wie dort bildet sich frühzeitig schon zwischen den Knorpel-Anlagen ein proximales Gelenk aus (incudo-malleal resp. quadrato-artikular), während distalwärts eine Begrenzung nur durch die Ausdehnung des Verknöcherungsprozesses, also durch einen ganz anderen Vorgang, erfolgt.

Die Beantwortung der Frage nach der Bedeutung des Processus anterior (Folii, Proc. gracillimus) hat von der Thatsache auszugehen, dass dieser Fortsatz, wie schon Meckel betonte, und wie durch die Untersuchungen von Koelliker, Baumüller, Parker, Dreyfuss, Broman, durchaus sichergestellt ist, nichts mit dem Meckelschen Knorpel zu thun

---

[1]) Ich möchte dabei bemerken, dass nach eigenen Untersuchungen, über die ich demnächst zu berichten gedenke, das Articulare nicht überall ein blosser Ersatz des Gelenkstückes vom Meckelschen Knorpel ist. Bei der Eidechse hat das Articulare zum grossen Teil die Bedeutung eines sogenannten „Deckknochens". Als Vergleichsobjekt für den Hammer kommt ein Articulare in Frage, das nur einen „primordialen" Anteil besitzt.



hat, sondern als ein „Deckknochen“ unterhalb des Knorpels entsteht. Die anders lautenden Angaben von Reichert und neuerdings wieder von Siebenmann sind wiederholt zurückgewiesen worden. Unter Zugrundelegung jener Genese hat Koelliker (79) bereits die Ansicht geäussert, dass der Processus anterior dem Os angulare der übrigen Vertebraten entspricht, und in der That dürfte das Angulare seiner Lage nach von allen Unterkiefer-Deckknochen der übrigen Vertebraten am meisten für diesen Vergleich in Frage kommen.

Mit der Auffassung, dass Hammer und Amboss bei den übrigen Vertebraten nicht dem Trommelfell eingeschlossen sind und allein bei den Säugern in diese Situation geraten, steht in Einklang, dass allein die Säuger einen vom N. trigeminus versorgten M. tensor tympani besitzen. Auch hier würden wir, wie schon bei Besprechung des Sauropsiden-Stapedius, in Verlegenheit geraten, wollten wir auf Grund der Vorstellung von der Totalhomolgie der Gehörknöchelchen-Kette das Heranwandern von Trigeminus-Muskulatur an den tympanalen Insertionsteil der genannten Kette zu erklären versuchen. Soweit mir bekannt, hat noch keiner der Autoren, die die Totalhomologie vertreten, den Versuch gemacht, diesen Vorgang plausibel zu machen, oder einen Zustand nachgewiesen, der auf einen selbständigen Wanderungsprozess einer Portion der Trigeminus-Muskulatur auch nur hindeutete. Zur allseitigen Begründung der Theorie würde aber auch das nötig sein.

Die Frage, wie der Trigeminusmuskel an das tympanale Skelettelement kommt[1]), verliert dagegen ihre selbständige Bedeutung, sowie wir annehmen, dass dieses tympanale Element selber „mitgewandert“ ist und dass es einem Teil entstammt, der von jeher der Trigeminusmuskulatur zum Angriff diente. Killian (90a) hat sich über die Herkunft des M. tensor tympani noch bestimmter ausgesprochen: er leitet ihn, ebenso wie den M. tensor veli palatini, von dem M. pterygoideus internus und diesen in letzter Instanz von dem M. adductor mandibulae der Selachier ab. Jedenfalls ist der M. tensor tympani, ein „Kiefermuskel“, wie der Hammer, an dem er ansetzt, ein Teil des Kieferbogens ist.

Eine eingehende Besprechung und Zurückweisung der Ansichten, die eine Totalhomologie vertreten und ganz besonders die Hammernatur der Sauropsiden-Extracolumella betonen, kann wohl unterbleiben. Alle diese Ansichten heben ein Moment hervor: den angeblichen knorpeligen Zusammenhang der Sauropsiden-Extracolumella mit dem Meckelschen Knorpel;

[1]) Nur den Wanderungsprozess als solchen möchte ich in diesem Falle als schwer verständlich zu machen bezeichnen; auf die Innervation des Muskels lege ich dagegen kein spezielles Gewicht.

die einen Autoren freilich (z. B. Baur), um die grosse Bedeutung dieser Verbindung, die anderen (Gadow und Versluys), um ihre Wertlosigkeit nachzuweisen. Denn Baur folgert daraus, dass die Extracolumella der Sauropsiden ein mandibulares Element sei, während Gadow und Versluys den ganzen Skeletttractus von der Labyrinthkapsel bis zum Meckelschen Knorpel für die „Hyomandibula" der Selachier halten und damit dem Zungenbeinbogen zurechnen. Dann aber müssen sie jene Verbindung und zwar auch die Kontinuität zwischen Hammer und Meckelschem Knorpel für bedeutungslos und sekundär halten. P. Albrecht, der die Totalhomologie mit der Hyomandibula zuerst aufgestellt hat, folgert anders: er erkennt die Bedeutung der kontinuierlichen Verbindung zwischen Hammer und Meckelschem Knorpel an, erklärt aber daraufhin die ganze Hyomandibula als dorsales Element des Mandibularbogens.

Bei all diesen Anschauungen kommt also das ontogenetische Ergebnis gar nicht in Frage. Ich möchte daher, ohne genauer auf jede einzelne einzugehen[1]), nur auf ein Moment, das der Vergleichung entlehnt ist, aufmerksam machen: den Verlauf der Chorda tympani, welch letztere meiner Ansicht nach berufen ist, ein sehr gewichtiges Wort in der Lehre vom schallleitenden Apparat mitzusprechen. In diesem Falle fällt ihr Zeugnis zu Ungunsten der Hammer-Extracolumella-Homologie aus. Denn bei den Sauriern tritt die Chorda in der Richtung von hinten nach vorn über die Extracolumella herüber, bei den Säugern aber kreuzt sie zwar auch noch einmal die Kette, aber unterhalb derselben, zwischen Hammer und Amboss. Ich glaube, dass auch Versluys die schwerwiegende Bedeutung dieses Arguments nicht verkennen wird; hat er doch selbst bei den Sauriern Wert darauf gelegt, die verschiedenen Formen des Chordaverlaufes aufzuklären (s. oben pag. 1074). Im übrigen gestehe ich, dass mir schlechterdings kein Moment bekannt ist, das noch zu Gunsten der eben behandelten Auffassung vorgebracht werden könnte.

Unter diesen Umständen glaube ich mich der Stapesfrage zuwenden zu können.

Von allen Theorien, mögen sie diesen oder jenen Standpunkt vertreten, wird der Stapes als das konservative Element der Gehörknöchelchenkette anerkannt. Indessen ist die spezielle Homologisierung durchaus nicht ohne weiteres zu erledigen. In Betracht kommen mehrere Vorstellungen.

1. Der Stapes der Säuger entspricht lediglich dem Operculum der Anuren. Dies ist die Anschauung, die schon in manchen älteren Darstel-

[1]) Über die zweifelhafte Bedeutung jener Verbindung s. oben pag. 1088, 1109.

lungen vorkommt, vor allem aber sich durch fast alle Parkerschen Arbeiten (mit Ausnahme der letzten beiden Säugerarbeiten von 1885) hindurchzieht und die auch in der „Morphology of the Skull“ zum Ausdruck kommt. Sie hat zur Voraussetzung den labyrinthären Ursprung des Stapes, und zur notwendigen Ergänzung die Anschauung, dass der Stiel am Operculum der Urodelen, die Columella der Anuren und die ganze Sauropsiden-Columella mit Ausnahme ihrer Fussplatte dem Amboss der Säuger entsprechen und wie dieser hyalen Ursprunges seien. Es wäre also: Stapes der Säuger = Fussplatte der Sauropsiden-Columella = Fussplatte der Urodelen-Columella = Operculum der Anuren.

2. Die Reichertsche Auffassung: der Säuger-Stapes entspricht der ganzen Sauropsiden- und Anuren-Columella; alle drei sind lediglich hyalen Ursprunges. Dieser Auffassung huldigen die meisten Forscher. Anders ausgedrückt würde sie lauten: bei Anuren und Sauropsiden ist der Stapes das einzige Gehörknöchelchen, er verschliesst einerseits die Fenestra vestibuli und inseriert andererseits am Trommelfell.

3. Die Huxleysche Auffassung von 1869: der Stapes entspricht dem medialen Abschnitt der Sauropsiden-Columella, also ohne Suprastapediale und ohne den Insertionsteil (Extrastapediale). Der Insertionsteil wäre bei den Säugern verloren gegangen. Stapes und medialer Abschnitt der Sauropsiden-Columella gehören dem Zungenbeinbogen an. Anders ausgedrückt würde diese Vorstellung lauten: Die Sauropsiden-Columella entspricht dem Stapes plus dem Amboss plus einem bei Säugern verloren gehenden Abschnitt (Extrastapediale).

Die Entscheidung in dieser Frage ist nicht leicht, ja sie kann sogar im Augenblick nur bis zu einem gewissen Wahrscheinlichkeitsgrad geführt werden, da, wie wiederholt hervorgehoben wurde, das embryologische Thatsachen-Material über die Sauropsiden-Columella noch zu spärlich ist. Wollten wir bei dem Vergleich des Säuger-Stapes mit der Sauropsiden-Columella für beide Elemente das ontogenetische Ergebnis zu Grunde legen, das bisher gefunden wurde, so würden wir zu einem Resultate kommen, dem der Stempel der Unwahrscheinlichkeit offenkundig aufgedrückt ist: wir müssten den Stapes als ein hyales Element mit dem Hyostapes, d. h. der Extracolumella der Sauropsiden vergleichen. Einen Repräsentanten des inneren Abschnittes der Sauropsiden-Columella besässen dann die Säuger überhaupt nicht. Das ist ein Paradoxon, aus dem deutlich genug hervorgeht, dass die ontogenetische Untersuchung hier noch viel zu thun hat. Denn dass auch bei den Sauropsiden der innere Teil der Columella, also der Abschnitt, der im sachlichen Teil auch „Stapes“ genannt wurde, das konservative Element darstellt und dem Säuger-Stapes

zu vergleichen ist, dürfte wohl zweifellos sein, auch wenn nicht in dem durchbohrten Stapes mancher Sauropsiden (Geckonen, Pelikan) und dem Stapes columelliformis der Monotremen vermittelnde Formzustände vorlägen.

Erneute Untersuchungen werden zu zeigen haben, wie diese Kontroverse sich löst.

Im Augenblick werden wir versuchen müssen, auf anderem Wege zu einer Entscheidung der Frage zu kommen, ob der Säuger-Stapes, wie es die ältere Reichertsche Vorstellung wollte, der ganzen Sauropsiden-Columella zu vergleichen ist, oder, wie es schon Huxley und Killian vermutungsweie andeuteten, nur einem (dem medialen, proximalen) Teile derselben. Ich glaube, dass sehr gewichtige Gründe für die letztere Ansicht sprechen. Auch hier ist es wieder die Chorda tympani, auf deren Verlauf ich Wert lege. Wie schon wiederholt betont, zieht sie bei den Sauriern von hinten nach vorn über den äusseren Teil der Columella hinweg, während sie bei den Säugern unterhalb des Hammer-Amboss-Gelenkes bleibt. Wäre der Stapes der ganzen Columella zu vergleichen, so müsste die Chorda ebenfalls über den Stapes verlaufen, könnte aber auch lateralwärts verschoben sein — jedenfalls würde sie dorsal von der Gehörknöchelchen-Kette dieselbe passieren müssen. Das ist nun nicht der Fall, und daraus glaube ich mit Bestimmtheit schliessen zu können: dass der Säuger-Stapes dem inneren, verknöcherten Teil der Saurier-Columella entspricht, dass dagegen der äussere Teil der Sauropsiden-Columella bei den Säugern ausgefallen ist. Oder anders ausgedrückt: der Stapes der Säuger ist mit dem Quadratum und dem Articulare zur Bildung der Gehörknöchelchen-Kette verbunden, der Stapes der Saurier dagegen vereinigt sich zur Bildung einer Kette mit einem ganz anderen Element, der Extracolumella.

Wie ist aber nun diese Extracolumella aufzufassen, wo bleibt sie bei den Säugetieren? Ich glaube, dass wir auch dieser Frage nicht aus dem Wege zu gehen brauchen, sondern dass Momente vorliegen, die uns wenigstens die Richtung andeuten, in der die Beantwortung erfolgen muss. Man kann Broman gar nicht dankbar genug sein für die Umsicht, mit der er auf seinen Modellen alle wichtigen Teile angebracht hat. Aus ihnen werden nun Verhältnisse anschaulich, deren Bedeutung sonst vielleicht noch lange im Verborgenen geblieben wäre. Vergleicht man nämlich das in Figur 27 dargestellte Modell Bromans mit der Abbildung, die Versluys von Sphenodon giebt (Fig. 15), so zeigt sich eine ganz frappierende Übereinstimmung in dem Verlaufe der Chorda tympani. Hier wie dort umgreift die Chorda das obere Ende des Zungenbeinbogens an seinem lateralen Umfange. Die Übereinstimmung wird aber noch vollkommener, wenn man hört, dass medial von dem Blastem des Laterohyale

das Blastem des Stapes liegt, ganz ebenso, wie ja medial von dem oberen Ende des Zungenbeinbogens bei Sphenodon die Columella liegt. Hier haben wir also zwei Zustände, die sich ganz ungezwungen miteinander vergleichen lassen, und die doch andererseits zum Ausgang für zwei ganz verschiedene Endzustände werden resp. werden können. Beim Menschen ist der weitere Verlauf der Entwickelung, wie geschildert, der, dass das Laterohyale sich mit der Ohrkapsel verbindet, während der Stapes seine Verbindung mit dem Incus (Quadratum) weiter ausbildet. So kommt die Stelle, wo die Chorda den Zungenbeinbogen umschlingt, schliesslich hinter die Paukenhöhle zu liegen, wird in den Canalis N. facialis eingeschlossen, und in der Paukenhöhle selbst besitzt die Chorda keine Beziehung mehr zu einem hyalen Abschnitt. Dagegen habe ich schon oben bei Betrachtung der Columella von Sphenodon und den Sauriern gezeigt, in welcher Weise der Sphenodon-Zustand in den Saurier-Zustand übergeführt gedacht werden müsse, um den Chorda-Verlauf bei den Sauriern zu erklären. Ich zeigte aber schon dort, dass alsdann noch mehr erklärt wird, nämlich auch die Frage: wie kommt die Chorda, die bei den Anuren absolut nichts mit der Paukenhöhle zu thun hat, in diese hinein? Und gerade der Umstand, dass sich in dieser Weise eines an das andere fügt, lässt mich hoffen, dass der oben angegebene Erklärungsweg der richtige ist[1].

Versuchen wir auf Grund dieser Vorstellung den Säuger- und den Sauro psiden-Zustand an einander anzuschliessen, so ergiebt sich, dass hierzu der ausgebildete, durch ein Trommelfell charakterisierte Zustand bei Sauropsiden nicht brauchbar ist. Das ist ja auch ein Moment gewesen, das häufig gegen die Reichertsche Vorstellung erhoben wurde: es war unmöglich zu verstehen, wie „in das Sauropsiden-Trommelfell" hinein das Quadratum und Articulare „einwandern" sollten, zumal nicht ein einziger Übergangszustand einen solchen Wanderungsprozess plausibel machte. Aber so darf man sich eben auch den Vorgang nicht denken. Die oben durchgeführte Überlegung lehrt, dass es gar nicht das terminale Ende der ganzen Sauropsiden-Columella ist, an das sich das Quadratum (Incus) bei den Säugern anschliesst, sondern das distale Ende des inneren Abschnittes, während der äussere Abschnitt bei den Säugern in andere Verwendung übergeführt wird. Der Säuger-Zustand schliesst also an einen primitiveren an, denn die ganz unwahrscheinliche Annahme, dass etwa

---

[1]) Ob dabei wirklich die Extracolumella der Saurier genau dem „Laterohyale" der Säuger entspricht, bleibe dahingestellt. Es könnte auch ein angrenzender Teil des Reichertschen Knorpels dafür in Frage kommen. Darüber muss erst die genaue Verfolgung des dorsalen Endes des Zungenbeinbogens bei Sauropsiden aufklären.

das Quadratum und das Articulare die Extracolumella verdrängt hätten, nachdem dieselbe schon als Insertionselement in einem ausgebildeten Trommelfell fungiert hatte, wird durch keine einzige Beobachtung irgendwie gestützt und braucht wohl nicht diskutiert zu werden. Dagegen ist es von grosser Wichtigkeit, dass sich indifferente Zustände fixiert finden, an die das Verhalten bei den Säugern angeschlossen werden kann. Dass der Stapes bei den Säugern seine Verbindung mit dem Quadratum nicht erst neu erworben hat, sondern dass hier nur eine alte Verbindung spezieller ausgebildet wird, ist keine neue Behauptung. Schon auf Grund der Reichert-Huxley-Gegenbaurschen Vorstellung (Stapes = Gesamtcolumella = Hyomandibula) ist die incudo-stapediale Verbindung der Säuger mit der quadrato-columellaren Verbindung bei den Amphibien und der quadrato-hyomandibularen der Fische verglichen worden (Hasse [73] Nr. XVII, und sein Schüler Trautmann [76], ferner Wiedersheim [77]). Mehr im Sinne der hier vertretenen Auffassung spricht sich Killian (90b) aus, der die Verbindung zwischen Stapes und Incus mit der zwischen dem Ligamentum suspensorio-stapediale und dem Quadratum bei den Urodelen vergleicht, dabei aber zugleich, wie das auch oben betont wurde, nur das proximale Columellastück der Sauropsiden der suspensorio-stapedialen Brücke für gleichwertig erachtet. Neuerdings hat Gegenbaur (98) ebenfalls mit Bestimmtheit auf die bereits bei Amphibien bestehenden Verbindungen zwischen der Columella und dem Quadratum hingewiesen, als vorbereitende Bildungen für die incudo-stapediale Artikulation. Besonders führt Gegenbaur die Gelenkverbindung zwischen Columella und Quadratum bei den Apoden an (siehe pag. 1060 und Fig. 6 dieses Aufsatzes)[1]. Schliesslich ist derselbe Gedanke, dass die Verhältnisse der Gehörknöchelchen bei den Säugern an einen Amphibien- und nicht an einen Sauropsiden-Zustand anzuschliessen sind, neuerdings (99) von Kingsley und Ruddick geäussert worden, und zwar auch unter Hervorhebung des verschiedenen Verlaufes der Chorda tympani bei Sauropsiden und Säugern[2]).

Ob und wo diese alte quadrato-stapediale Verbindung bei den Sauro-

---

[1]) Diesem Vergleich kann ich mich freilich nur unter der Voraussetzung anschliessen, dass bei Ichthyophis der Facialis über den Stapes nach hinten verläuft (s. die diesbezüglichen Erklärungen im Abschnitt „Amphibien").

[2]) In einem diesbezüglichen Schema zeichnen aber die Verfasser die Chorda beim Schwein als innen von dem Processus styloideus verlaufend. Das widerspricht der Bromanschen Darstellung durchaus und auch dem, was über die Bildung des Canaliculus chordae beim Menschen bekannt ist (cf. Graf Spee [96]). Dass beim Schwein ein so fundamentaler Unterschied vorliegen sollte, ist schwer anzunehmen, wenn auch, wie kürzlich (96) Howes gezeigt hat, bei den Säugern manche Differenzen in Bezug auf die Lage des Processus styloideus zum Foramen stylomastoideum vorkommen.

psiden vorhanden ist, lässt sich mit Sicherheit bisher nicht sagen. Gewiss sind Verbindungen zwischen der Gesamt-Columella und dem Quadratum auch bei Sauropsiden vorhanden: der Processus internus der Saurier-„Extracolumella“, das Suprastapediale bei den Krokodilen, der breite aufsteigende Fortsatz bei Sphenodon, den Huxley für das Suprastapediale erklärte, das „elastische Bändchen“ Platners bei den Vögeln; schliesslich liegt bei den Schlangen das distale Ende der Columella direkt dem Quadratum an. Aber welche von diesen Verbindungen der alten suspensorio-stapedialen Verbindung bei den Urodelen zu vergleichen sind, lässt sich mit Sicherheit noch nicht sagen. Die Entwickelungsgeschichte der Sauropsiden-Columella wird vor allen Dingen zu zeigen haben, wo die Grenze zwischen dem älteren inneren und dem jüngeren äusseren Abschnitt der Columella zu suchen ist. Nach den Angaben von C. K. Hoffmann wäre der Processus internus der Saurier nicht auf die alte Amphibien-Verbindung zurückzuführen, da er dem äusseren, neu hinzugekommenen Teil (Hoffmanns Hyostapes) angehört. Hier sind also neue Untersuchungen nötig, und bis dahin muss eine Entscheidung aufgeschoben werden.

Zum Schlusse drängt sich nun noch die Frage auf: wie das, was bisher über das Operculum und seinen Stiel resp. das Ligamentum suspensorio-stapediale der Urodelen, über das Operculum und die Columella der Anuren, über den inneren Teil der Sauropsiden-Columella und schliesslich über den Stapes der Säuger ontogenetisch sich ergeben hat, so in Einklang mit einander zu bringen ist, dass daraufhin der phyletische Zusammenhang all dieser Bildungen gefolgert werden kann.

Wie ich oben schon erklärte, ist das zur Zeit noch nicht möglich, und wenn wir trotzdem an der Gleichheit all dieser Bildungen festhalten, so geschieht das auf Grund allgemeiner Erwägungen, aber nicht auf Grund exakter ontogenetischer Beobachtungen. Denn vom Operculum der Amphibien wissen wir, dass es ontogenetisch als selbständiger Teil der Labrinthkapsel verknorpelt, von dem Ligamentum suspensorio-stapediale wissen wir noch gar nicht, welchem Mutterboden sein Blastem entstammt, von der Columella der Anuren wissen wir, dass der Gewebsstrang, der seine Bildung einleitet, und der dem Ligamentum suspensorio-stapediale der Urodelen zu vergleichen ist, vom Labyrinth gegen das Quadratum hin deutlich wird und in dieser Richtung auch chondrifiziert, ob es aber berechtigt ist, hier von einem „Auswachsen“ von der Ohrkapsel aus zu sprechen, in dem Sinne, dass das Bildungsgewebe von dem labyrinthären Blastem geliefert wird, möchte ich denn doch nicht zu entscheiden wagen.

Ferner: bei den Sauriern beschreibt C. K. Hoffmann ebenfalls einen schon sehr früh vorhandenen Zusammenhang des „Otostapes" mit der Ohrkapsel. Bei Urodelen, Anuren, Sauriern, ist somit bisher nichts von einer Zugehörigkeit der zu vergleichenden Bildungen zum Zungenbeinbogen bekannt geworden, alle Beobachter betonen vielmehr den Zusammenhang mit der Labyrinthkapsel. Und dagegen steht nun als letztes Vergleichsobjekt der Stapes der Säuger, von dem neuerdings die besten Untersucher erklären, dass er nur hyalen Urprunges sei. Dieser Widerspruch ist schon von vielen früheren Autoren empfunden worden, um so mehr als davon auch die letzte Frage: „wie verhält sich der Stapes zur Hyomandibula?" abhing. Die Lösung ist denn auch in diametral entgegengesetzter Richtung versucht worden: während nach der einen der Mangel einer Verbindung zwischen Columella und Zungenbeinbogen bei den Anuren als der abgeänderte „gefälschte" Entwickelungsgang bezeichnet wird, erklärt Killian (90 b) gerade das Vorhandensein der embryonalen Verbindung zwischen Stapes und Hyalbogen für sekundär, und leugnet die genetische Zusammengehörigkeit beider.

Aus all dem geht wohl zur Genüge hervor, wie gross die Arbeit ist, die hier noch gethan werden muss, ehe sich alles zwanglos zum Ganzen zusammenfügen wird. Wenn es aber erlaubt ist, eine Vermutung zu äussern, so möchte ich allerdings, im Gegensatz zu einer früher vertretenen Anschauung, glauben, dass doch wohl der Zungenbeinbogen der Mutterboden ist, der das Material für die genannten Bildungen liefert, wozu allerdings bei den niederen Vertebraten noch labyrinthäres Blastem hinzukommt. Denn es scheint mir viel leichter verständlich, den Mangel des entsprechenden ontogenetischen Zeugnisses bei den Anuren als Folge des eingeschobenen Larvenlebens zu erklären, wie dem thatsächlich beobachteten Zusammenhang zwischen Hyoid und Stapes bei den Säugern die Beweiskraft abzusprechen. Und was die Saurier anlangt, so habe ich oben bereits darauf hingewiesen, dass doch vielleicht die bisherige Beobachtung einen Irrtum enthält.

Muskeln.

Mit wenigen Worten sei hier noch zusammenfassend der Muskeln gedacht. Dass der M. tensor tympani der Gehörknöchelchen der Säuger eigentümlich und auf einer Kiefermuskel zurückzuführen ist, wurde bereits auseinandergesetzt, auch dass Killian als Mutterboden für den Muskel den M. pterygoideus internus und in letzter Instanz den M. adductor mandibulae der Selachier ansieht. — Der M. stapedius ist bei den Säugern nicht neu entstanden, sondern muss mit dem M. stapedius der Sauropsiden

auf einen gemeinsamen Vorfahren-Muskel zurückgeführt werden. Von dem Sauropsiden-Stapedius unterscheidet er sich hauptsächlich in einem Punkte: dem Ansatz. Denn bei den Sauropsiden findet der Muskel seine Befestigung an der Extracolumella, bei den Säugern aber an dem Stapes, d. h. an einem mehr medial gelegenen Skeletteil. Schon Killian (90b) ist zu dem Schlusse gekommen, dass die Insertionsstellen des Säuger- und des Sauropsiden-Stapedius nicht identisch sind, sondern dass der Stapes der Säuger nur einem proximalen Columellastücke entspreche. In welcher Weise der Sauropsiden- und der Säuger-Zustand des Muskels mit einander zu verbinden sind, lässt sich zur Zeit noch nicht angeben. Killian meint, dass der Muskel sich vom M. depressor maxillae inferioris abgespalten habe zu einer Zeit, wo wahrscheinlich schon ein Mittelohr bestand und der Stapes, um ein Stück länger, die Rolle einer Columella spielte. An das distale Stück habe sich der neu entstandene Muskel angesetzt. Dieses distale Stück, um das der Stapes früher länger gewesen sein soll, vermutet Killian in dem proximalen Teil der embryonalen Verbindung zwischen dem Stapes und dem Hyoidbogen, und findet, dass eben an diesem Verbindungsstrang (Bromans Interhyale) der Stapedius embryonal ansetzt, um erst nach Schwund der Verbindung an das Stapesköpfchen zu gehen. — Nach der von mir oben begründeten Auffassung, nach der der Säugerstapes nur dem medialen Teile der Sauropsidencolumella entspricht, während die Sauropsiden-Extracolumella wahrscheinlich in dem „Laterohyale" zu sehen ist, stellt sich die Frage, welches die ursprüngliche Insertions-Stelle des M. stapedius gewesen sei, etwas komplizierter, und wird erst durch weitere Untersuchungen zu beantworten sein.

Kiefergelenk.

Mit der Deutung, dass der Amboss der Säuger als Quadratum aufzufassen ist, erledigt sich auch die Frage, ob das Quadratum etwa in irgend einem anderen Knochen des Säugerschädels zu suchen sei. Es muss also der Vergleich mit dem Os tympanicum (Cuvier, Spix, Meckel, Hallmann, Rathke, Peters, Gadow und viele andere) ebenso zurückgewiesen werden, wie der mit dem Gelenkteil des Schläfenbeines, den früher Tiedemann und Platner, neuerdings wieder Albrecht und Baur vertreten haben. Das Tympanicum und Squamosum entwickeln sich nach dem Typus von Deckknochen, aussen vom primordialen Knorpelskelett[1]), und vertragen schon darum den Vergleich mit dem Quadratum

---

[1]) Das ist allerdings für das Tympanicum bestritten worden. Neuerdings hat Versluys wieder auf einige Angaben hingewiesen, die die Beteiligung von Knorpel an der Bildung des Os tympanicum bei einigen Säugern behaupten. Ich kann in dieser Hinsicht aber von

nicht. Eine vorübergehende Artikulation des Tympanicum mit dem Unterkiefer, wie sie von Peters (67) am Embryo der Monotremen und Marsupialier gefunden ist, kann nicht genügen, um die Homologie des Tympanicum mit dem Quadratum gegenüber so vielen Momenten, die dagegen sprechen, zu beweisen.

Das Unterkiefergelenk der Säuger ist eine Articulatio squamoso-dentalis[1]), wofür es die Mehrzahl der Autoren schon seit langer Zeit erklärt, im Gegensatz zu der Articulatio quadrato-articularis der übrigen Vertebraten, die bei den Säugern als Articulatio incudo-mallealis fungiert. Gewiss ist es, wie schon in den Einleitungsworten dieses Aufsatzes zugegeben, eine schwierige Frage, wie diese Umwandlungen zu erklären seien. Es wird einen der wichtigsten Fortschritte auf dem Gebiete der vergleichenden Schädel-Lehre bedeuten, wenn es einst gelingt, die Entstehung des Kiefergelenkes der Säuger verständlich zu machen. Bisher ist so gut wie kein Anhalt in dieser Hinsicht zu finden. Auf eines der interessantesten Beispiele, welches zeigt, dass eine funktionelle Unabhängigkeit zwischen dem hinteren (artikularen) und vorderen (dentalen) Teil des Unterkiefers überhaupt faktisch vorkommt, weist Gegenbaur ([98], pag. 358) hin, indem er die Beweglichkeit des Dentale bei einem Teleostier (Scarus) hervorhebt. In der That muss ja, wie auch Gegenbaur ausführt, eine Emancipation des hinteren und vorderen Abschnittes des Unterkiefers von einander als conditio sine qua non für die Ausbildung des Säugerzustandes angenommen werden. Im übrigen ist auch von anderer Seite mit dem Faktor gerechnet worden, dass das Unterkiefergelenk der Säuger eine neue, vor dem alten Gelenk gelegene Bildung ist, und dass der Unterkiefer der Säuger somit eine Verkürzung gegenüber dem der anderen Wirbeltiere aufweist. (Konkrescenztheorie der Backzähne!) Indessen kann hier unmöglich weiter darauf eingegangen werden.

---

den Bedenken, die ich bereits an anderer Stelle ([95], pag. 91) gegen die fraglichen Angaben ausgesprochen habe, nicht abgehen.

[1]) In einer hierauf bezüglichen Zusammenstellung behauptet Albrecht (83): Huxley, sowie Parker und Bettany hielten das Säuger-Unterkiefergelenk für eine Articulatio squamoso-articularis (zwischen Squamosum und Articulare). Danach müsste der Gelenkfortsatz des Unterkiefers der Säuger dem Articulare der übrigen Vertebraten entsprechen. Diese auch von anderen Autoren kritiklos nachgedruckte Behauptung ist unrichtig. Huxley sowie Parker und Bettany halten das Säuger-Kiefergelenk für eine Articulatio squamoso-dentalis (vergl. z. B. Huxley, Elements, pag. 249; Manual, pag. 27; deutsche Übersetzung pag. 22; Parker and Bettany pag. 350 und viele andere Stellen.)

Dritter Teil.

Zusammenfassung.

In den vorstehenden Ausführungen habe ich versucht, möglichst geordnet das zusammenzustellen und zu betrachten, was bisher über den schallleitenden Apparat der Wirbeltiere beobachtet und gedacht worden ist. Dabei hat sich ergeben, dass in der That, wie es schon im Anfang unseres Jahrhunderts geschah, der Mittelohr-Raum mit Recht als eine von der ersten Kiementasche ihren Ausgang nehmende Bildung angesehen wird. Zwar darf nicht kurzweg gesagt werden, dass die Paukenhöhle eine direkte Umwandlung der ersten Kiementasche sei, aber dass die Paukenhöhle gar nichts mit der ersten Kiementasche zu thun habe und durchaus eine Neubildung der Rachenhöhle sei, wird durch die genauesten Untersuchungen der letzten Zeit (Piersol) nicht bestätigt. So ist es wohl berechtigt, an der alten Vorstellung festzuhalten, dass in letzter Instanz das Spritzloch der Selachier als die Bildung anzusehen ist, an die sich die Ausgestaltung des Mittelohr-Raumes der Wirbeltiere anschloss, wie denn jener Kanal bei den Selachiern schon an der Labyrinthwand vorbeizieht, auch Ausbuchtungen gegen dieselbe entwickelt und somit zur Leitung von Schallwellen schon hier besonders geeignet erscheint. Es darf noch auf ein anderes funktionelles Moment aufmerksam gemacht werden: beim Frosch verteilt sich die, stark venöses Blut führende Arteria cutanea (aus der A. pulmonalis) mit einem kräftigen Aste hauptsächlich an der Paukenhöhlenschleimhaut, der somit wohl mit Recht noch respiratorische Funktionen zugeschrieben werden dürfen (wie sie auch die übrige Rachenschleimhaut zum Teil noch zeigt). Auch hierin dürfen alte Beziehungen des Raumes zur Respiration erkannt werden.

Für das Trommelfell liegen die Dinge viel weniger klar. Gegenbaur (98) hat neuerdings als erste Ausgangsbildung für das Trommelfell den Spritzlochknorpel der Selachier angesehen, der bei den Rochen zur Stütze einer im Spritzlochkanal liegenden Klappe wird. Er nimmt damit für alle Trommelfell-Bildungen einen gemeinsamen Ausgang an, eine Skelettbildung, die auch weiterhin als Stratum medium des Trommelfelles die Hauptrolle spielt. Ja, Knorpelzellen, die im Stratum medium der Säuger noch hier und da, unabhängig vom Hammergriff, gefunden werden, führt er noch auf dieses Skelettelement zurück ([98], pag. 904). Gegenüber dieser Auffassung scheint mir vor allen Dingen geltend gemacht

werden zu müssen, dass das Trommelfell, wie die Ontogenese lehrt und auch die vergleichende Betrachtung ergiebt, eine sekundäre Bildung ist, die aus der Verdünnung eines sehr ausgedehnten, anfangs dicken Substanzgebietes hervorgeht. Nach Kastschenkos genauer Darstellung bei den Säugern kommt die ursprüngliche Verschlussplatte der ersten Kiementasche bei der Bildung des Trommelfelles gar nicht in Frage, das Trommelfell begreift vielmehr einen ausgedehnten Bezirk des ersten und zweiten Visceralbogens, der seine Abgrenzung erst später erfährt. Bei dieser Sachlage werden wir die Frage aufwerfen müssen, ob denn die einzelnen Trommelfell-Bildungen ohne weiteres als unter einander gleichwertig aufzufassen sind, und ob es nicht vielleicht berechtigter ist, das Anuren-, Sauropsiden- und Säuger-Trommelfell als Parallel-Bildungen zu betrachten, die sich selbständig zur definitiven Vollendung ausgebildet haben; von einem gemeinsamen indifferenten Ausgangszustand aus, in dem zwar eine Paukenhöhle bestand, das zwischen ihr und der Haut gelegene Substanz-Gebiet aber noch nicht zu einer schwingungsfähigen Membran verdünnt war. Für eine solche Auffassung spricht nicht nur das, was die Ontogenese des Trommelfelles lehrt, sondern auch die Verschiedenheit der Einschlüsse, die sich bei den verschiedenen Wirbeltieren in ihm finden[1].

Was nun die Gehörknöchelchen anlangt, so bieten dieselben noch heute, trotz vieler darauf gerichteter Bestrebungen, manche Unklarheiten dar. Ganz besonders fühlbar macht sich bei dem Versuch eines Vergleiches der Mangel an embryologischem, die Sauropsiden-Columella betreffendem Material. Hierauf wird also zunächst die Forschung ihr Augenmerk zu richten haben. An den entsprechenden Stellen dieses Aufsatzes habe ich zu zeigen versucht, dass keine der bisher bestehenden Anschauungen den bekannten Thatsachen völlig gerecht wird. Namentlich die Sauropsiden-Columella zeigte sich als ein Gebilde, das weder mit der Columella der Amphibien noch mit dem Stapes der Säuger in seiner Totalität verglichen werden kann. Es war in erster Linie der Verlauf der Chorda tympani, dessen Verschiedenheiten bei den drei Formen-Gruppen nach den bisherigen Vorstellungen sich nicht erklären liessen. Diese Verschiedenheiten wurden denn zur Richtschnur genommen bei dem Versuche, die Dinge unter neuer

[1]) An dieser Stelle sei auch noch des sehr interessanten Befundes von G. B. Howes gedacht (83), nach dem bei Raja und vielen Haien eine Art „Trommelfell" dadurch zustande kommt, dass im Bereich der Parietalgrube auf der Oberfläche des Kopfes eine Stelle des Labyrinth sich zu einer Membran verdünnt, der sich auch die Haut mehr oder minder eng anlegt. Dass es sich hier nur um eine funktionelle Analogie, aber nicht um eine dem Trommelfell morphologisch vergleichbare Bildung handelt, liegt auf der Hand und ist selbstverständlich auch von Howes betont worden.



Auffassung zu verstehen. Dabei zeigte sich, dass sich in der That Zustände fixiert finden, die eine Verknüpfung scheinbar ganz heterogener Einrichtungen gestatten. Die Verhältnisse bei Hatteria, die in der Lehre vom schallleitenden Apparat seit 1867 eine so bedeutende Rolle gespielt und eine sehr verschiedenartige Beurteilung erfahren haben, ergaben wichtige Fingerzeige, in welcher Weise die verschiedenen Formzustände aufzufassen sind. Sie führten zu der Vorstellung, dass in der schallleitenden Kette zunächst ein konservatives Element unterschieden werden muss, der Stapes, der in unmittelbarer Beziehung zur Ohrkapsel stehend, dieser die Schallwellen übergiebt und in dieser physiologisch wichtigsten Rolle die Gewähr seines Bestandes fand. Auf niedersten Zuständen (Urodelen) mit seinem distalen Ende dem Quadratum angeschlossen, erlangt er bei den Anuren unter Vermittelung eines, sei es selbständig entwickelten, sei es dem Quadratum entstammenden „Insertionsteiles" (hierüber ist definitive Klarstellung noch erforderlich) Beziehungen zur Haut: es bildet sich ein Trommelfell, dem ein vom Quadratum abstammender Annulus tympanicus, vielleicht vergleichbar dem Spritzlochknorpel der Selachier, zur Stütze dient. Es wird Aufgabe weiterer Forschung sein, festzustellen, welche Funktionen jener als breite Knorpelplatte entstehende „Insertionsteil" hatte, bevor das Gewebe, in dem er eingelagert ist, sich zum „Trommelfell" verdünnte. — In ganz anderer Weise müssen die Dinge bei den Sauropsiden-Verfahren sich abgespielt haben; Hatteria lehrte hier den Zustand kennen, aus dem sich das Verständnis hierfür herleiten liess. Die eigentümliche Erscheinung, dass bei den Sauropsiden die Chorda tympani in die Paukenhöhle gelangt ist, zu der der ihr homologe R. mandibularis internus der Amphibien keine Beziehungen besitzt, und dass sie hier den äusseren Abschnitt der Columella in der Richtung von hinten nach vorn überschreitet, hatten mir schon früher Veranlassung zu dem Ausspruch gegeben, dass die Sauropsiden-Columella um ein (äusseres) Stück länger ist als die Amphibien-Columella. Der Vergleich des Nervenverlaufes bei Hatteria führte zu dem Schlusse, den auch früher schon die Ontogenese ergeben hatte, dass dieses neu hinzugekommene äussere Stück der Sauropsiden-Columella als Abgliederungsprodukt des Zungenbeinbogens aufzufassen ist. Verständlicher wird diese Auffassung dadurch, dass schon bei manchen Urodelen genau von der Stelle des Quadratums, an die sich die Columella anlegt, eine Band-Verbindung zum Zungenbeinbogen geht. Noch bei Hatteria fand sich eine innige Verschmelzung des äusseren Stapes-Endes mit dem dorsalen Ende des Zungenbeinbogens und mit dem Quadratum derart, dass die einzelnen Autoren die Grenzen der einzelnen Abschnitte gegen einander sehr verschieden bestimmt haben. Der Vergleich mit den typischen Saurier-Zu-

ständen führte so dazu, das der Saurier-Columella charakteristische äussere Stück, die Extracolumella, als Abgliederungsprodukt des Zungenbeinbogens anzusprechen, und bei dieser Auffassung ergab sich das Verständnis für die ganz verschiedene Verlaufsweise der Chorda tympani bei Amphibien und Sauriern. Es ward dabei zugleich wiederholt betont, wie gerade die Sauropsiden-Columella im einzelnen noch erneuter Bearbeitung bedürftig ist. Aber die soeben nochmals skizzierte Überlegung führte doch zu dem Schlusse, dass das Trommelfell der Sauropsiden mit seinem hyoidalen Insertions-Element der Columella nicht an das Trommelfell der Anuren angeschlossen werden kann. Jener Auffassung von der Natur des tympanalen Skelettelementes der Sauropsiden entsprach auch noch das Vorhandensein eines vom N. facialis versorgten M. stapedius, der eben jenes neue Element als Insertion benutzt und bei den Amphibien noch fehlt, resp. in dieser Verwendung noch nicht vorhanden ist.

Zu einem dritten Endresultat sahen wir die Zustände bei den Säugern entwickelt. Die von Reichert begründete Lehre, dass der Hammer als Articulare, der Amboss als Quadratum der übrigen Vertebraten aufzufassen sei, erwies sich als unanfechtbar. Aber gegenüber der Vorstellung, dass der Stapes der Gesamt-Columella der Sauropsiden entspreche, ergab sich, wieder aus dem Verlaufe der Chorda tympani, dass nur das mediale Stück der Sauropsiden-Columella für diesen Vergleich in Betracht kommen könne. Damit schliessen sich die Zustände bei den Säugern in gewissem Sinne enger an die bei den Amphibien an, wo bereits die Verbindung der „Columella" mit dem Quadratum besteht. Freilich zeigte sich auch, dass das Verhalten des dorsalen Abschnittes des Zungenbeinbogens und der von diesem gesuchte Anschluss an der Ohrkapsel viel mehr mit Sauropsiden-Zuständen harmoniert und besonders im embryonalen Verhalten ganz auffallende Ähnlichkeiten mit dem Zustand bei Sphenodon darbietet. Dem Charakter des tympanalen Skelettelementes der Säuger, des Hammers, als eines mandibularen Teiles, entspricht die Natur des M. tensor tympani. Der M. stapedius erscheint auch bei den Säugern, aber mit anderer Insertion als bei den Sauropsiden. Die Frage, wo das tympanale Skelett-Element der Sauropsiden bei den Säugern zu suchen sei, konnte im allgemeinen dahin beantwortet werden, dass hierfür ein Teil des Zungenbeinbogens in Betracht käme, der mit der Ohrkapsel verschmilzt.

Unter diesem Gesichtspunkte erklärte sich auch der Verlauf der Chorda tympani bei Sauropsiden und Säugern. Bei dieser Auffassung ist es unmöglich, das Säuger-Trommelfell direkt an das der Sauropsiden anzuschliessen; es wird mit mehr Berechtigung als eine selbständige Bildung aufzufassen sein.

Die Frage nach der Natur jenes konservativen Elementes, das als Stapes teils selbständig (Anuren), teils unter Anlehnung an ein hyoidales Element (Sauropsiden), teils unter Vermittelung zweier mandibularer Elemente (Säuger) die Schallleitung übernimmt, musste noch als eine der unklarsten bezeichnet werden. Mit dem nach vielen Schwankungen zur Zeit erreichten Resultat, dass der Stapes der Säuger ein Abgliederungsprodukt des Zungenbeinbogens sei, stimmen die bisherigen Ergebnisse bei Amphibien und Sauropsiden nicht überein. Bedenkt man aber, wie auch sehr gewissenhafte Untersucher sich über die Herkunft des Säugerstapes reserviert ausgesprochen haben, dass andererseits auf die Untersuchung der Amphibien- und besonders der Sauropsiden-Zustände noch lange nicht so viel Wert gelegt worden ist, wie auf die der Säuger, dass ferner sehr wohl (was bei den Amphibien kaum bestritten werden kann) bei den niederen Wirbeltieren sich die Labyrinthkapsel an der Bildung der „Fussplatte" beteiligen kann, ohne dass dadurch der extralabyrinthär gelegene Stiel seine Vergleichbarkeit mit einem hyoidalen Element zu verlieren braucht, berücksichtigt man schliesslich, dass die ontogenetische Erforschung des primordialen Skelettes mit der Schwierigkeit des frühzeitigen Erkennens der Skelett-Anlagen zu rechnen hat, wodurch Verschiebungen dieser Anlagen leicht verborgen bleiben können, so wird man, glaube ich, nicht auf Grund der bisherigen Ergebnisse jede Homologie des Stapes der Säuger mit dem Stapes der Sauropsiden, sowie mit der Columella der Amphibien negieren dürfen, angesichts der vielen Vergleichspunkte, die für diese Homologie sprechen. Und in letzter Instanz wird dann auch der Vergleich des Stapes mit der Hyomandibula der Fische noch nicht ohne weiteres als unmöglich gelten dürfen.

Autorenregister.

Die fettgedruckten Zahlen beziehen sich auf den Text, die nicht fett gedruckten auf die Litteraturverzeichnisse.

E.

F.

G.

H.

I.

J.

K.

L.

M.

N.

O.

T.

U.

V.

Die Redaktion der „**Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte**“ richtet an die Herren Autoren die freundliche Bitte, einschlägige Arbeiten, insbesondere schwer zugängliche oder in weniger verbreiteten Organen erschienene, ihr zuzusenden, um eine Berücksichtigung derselben in den Referaten zu ermöglichen.

Fr. Merkel
anatom. Institut Göttingen

R. Bonnet
anatom. Institut Greifswald.

